

# Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

**Anton Dohrn.**

---

Mit Tafel 23—24.

---

## **IX. Die Bedeutung der unpaaren Flosse für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der *Tunicaten* und des *Amphioxus*, und die Reste der Beckenflosse bei *Petromyzon*.**

Die VI. Studie beschäftigte sich mit der Feststellung des morphologischen Werthes der Flossen, widerlegte die Archipterygiumtheorie GEGENBAUR'S und HUXLEY'S, vervollständigte die Faltentheorie THACHER-MIVART-BALFOUR'S, und suchte die Natur der unpaaren Bauch- und Rückenflosse als verschmolzener paariger Flossen zu erweisen. Die folgenden Studien behandelten die Analyse des Hyoidbogens; in ihnen ward versucht, die Thyreoidea als unpaar gewordenen Kiemensack aufzufassen und die genealogischen Beziehungen zwischen der Schilddrüse der Selachier und Cyclostomen, und des Endostyls der Lepto-cardier und Tunicaten festzustellen. Dabei ergab sich als Wegweiser die Umwandlung des Pseudobranchialsackes der Cyclostomen in einen Wimpercanal, der sich mit der Schlundwimperrinne der Tunicaten homologisiren ließ. Das Problem der Rückführung der Tunicaten auf fischähnliche Vorfahren gewann dadurch eine concrete Gestalt, und ließ eine Weiterführung hoffen, durch welche die Degenerationshypothese zur Gewissheit erhoben werden könnte.

Ich will nun versuchen, einen zweiten nicht minder zuverlässigen Beweis für die Richtigkeit derselben aus der Natur der Flossen herzuleiten, und dabei zugleich einigen Einwürfen begegnen, die mir mündlich und schriftlich gegen meine Flossentheorie gemacht wurden. Dabei werde ich aber nicht nöthig haben, sehr umständlich zu verfahren, weil eine eingehende Bearbeitung der unpaaren Flosse der Selachier seitens

des Herrn Dr. PAUL MAYER in dieser Zeitschrift erschienen ist, welche, die neue Bahn verfolgend, Bestätigung der von mir dargelegten thatsächlichen Verhältnisse bringt, und einige neue Argumente zur Discussion stellt.

Wenn es richtig ist, dass die unpaare Schwanzflosse der Fische aus der Verwachsung der hinter dem After gelegenen homodynamen Partien der paarigen Flossen hervorgegangen ist, so muss auch die unpaare Flosse der Cyclostomen aus paarigen Flossen hervorgegangen sein. Nun sind aber keine Spuren der Brust- und Beckenflosse der Cyclostomen bisher bekannt gewesen, — im Gegentheile, alle Autoren haben mit besonderem Nachdruck darauf bestanden, dass die Abwesenheit der paarigen Flossen die Cyclostomen zu primitiven Vertebraten stempelte, »die noch nicht Flossen entwickelt hätten«.

Es fiel Niemand ein, bestimmt zu fragen, wie denn ein Thier von der Größe und Complication der Cyclostomen sich noch nachträglich so fundamental in die Organisation eingreifende Einrichtungen beschaffen könne, wie es Brust- und Beckenflossen seien: die bisher bestehenden Anschauungen ließen es zu, dass man sich mit den Ausdrücken »Neubildung« oder »Anpassung« befriedigte, ohne weiter zu fragen, wie sich denn ein Organ neu bilden könne, oder was sich denn und zugleich auf welche Weise sich etwas bereits Bestehendes zu Flossen »anpassen« könne. Die Archipterygiumtheorie feierte damals ihre größten Triumphe und das »Wandern« der Beckenflosse von vorn nach hinten begegnete einem bereitwilligen Glauben, der sich im Grunde wohl nur als Glaube an die Autorität Prof. GEGENBAUR's bezeichnen lässt.

Die Frage nach dem Ursprung der Extremitäten ward der Anstoß für mich, mittels der Formulirung des Princip's des Functionswechsels den Zweifeln zu begegnen, die Mr. ST. GEORGE MIVART gegen die DARWIN'sche Theorie äußerte, als er es für schwer verständlich erklärte, wie die naturgemäß functionslosen Anfänge von Extremitäten an einem Thier wie *Amphioxus* durch die natürliche Züchtung zu den heutigen Flossen der Fische hätten entwickelt werden können (siehe Ursprung der Wirbelthiere p. 61).

Wie recht er mit diesem Einwurf hat, wird wohl immer bereitwilliger anerkannt, und dadurch zugleich der Boden geebnet werden zu den nachfolgenden Erörterungen, die eben beweisen sollen, dass gar keine Brust- und Beckenflossen an Cyclostomen etc. neugebildet zu werden brauchten, vielmehr die von ihren Fischvorfahren überkommenen fast völlig zu Grunde gingen.

In der VI. Studie suchte ich zu beweisen, dass die dem Ursprung nach identischen Elemente, welche in die Bildung der Brust- und Becken-

flosse eingehen, d. h. also vor Allem die Muskeln, Nerven und Knorpel dieser Flossen, sich in serialer Wiederholung auch in der unpaaren Schwanzflosse wiederfinden, dass aber zufolge des Ausfallens des Postanaldarms diese paarigen Elemente in der Mittellinie zusammentreten und die unpaare Schwanzflosse bilden. Meine Auseinandersetzung hat eine Lücke geboten: ich vermochte bei den Selachiern nicht mit Sicherheit nachzuweisen, ob Muskelknospen, wie sie sich zur Bildung der Brust- und Beckenflossenmuskulatur von den entsprechenden Urwirbeln abzuschneiden, auch wirklich für die Schwanzflosse entstehen, oder ob die entsprechenden Zellpartien der Urwirbel, ohne sich erst als Knospen abzuschneiden, direct zu den Muskeln der Schwanzflosse werden. Ob-  
schon meiner Meinung nach diese Lücke kein ernstes Argument gegen meine These sein kann, so blieb es doch sehr wünschenswerth, den Thatbestand genau festzustellen, ganz besonders im Hinblick auf die mir gemachten Einwürfe, die unpaare Flosse der Teleostier sei auch vor dem After vorhanden zwischen Brust- und Beckenflosse, könne also nicht aus dem Zusammenrücken der letzteren entstanden sein. Dies ist in der Arbeit von Dr. P. MAYER geschehen, auf die ich schon oben verwies (vgl. Mitth. a. d. Z. St. VI, p. 240): hier aber möchte ich zur Sprache bringen, dass wenn es mir auch bei Selachiern nicht gelang, die Herkunft der Muskulatur der unpaaren Schwanzflosse aus abgelösten Muskelknospen der Urwirbel zu erweisen, dies mit Leichtigkeit bei Teleostiern gelingt, bei denen unmittelbar hinter dem After eine Reihe von Urwirbelsegmenten an ihrem vorderen unteren Winkel zu langen Muskelknospen auswachsen, aus welchen die Muskulatur der sog. Afterflosse wird, ähnlich wie die einzelnen Rückenflossen ihre Muskulatur aus dorsalen Knospen empfangen.

Es ist nun sehr interessant zu beobachten, dass diese Knospen von Hause aus als Kuppelzellen, dorsal wie ventral, der Urwirbelzellmassen erscheinen und als solche einen embryonalen Charakter beibehalten. während die übrigen Zellen der Urwirbel sich bereits zu Muskeln umgewandelt haben. Als solche Kuppelzellen beharren aber diejenigen, aus denen später die Muskulatur der Beckenflosse der Teleostier hervorgeht, noch lange nachdem die Afterflosse schon in den Besitz ihrer Knospen, ja sogar ausgebildeter Muskulatur gekommen ist, so dass sich bei Teleostiern ein umgekehrtes Verhältnis ergibt als bei Selachiern. Die letzteren bilden die Beckenflosse aus, ehe die After- und Schwanzflossen ihre Muskulatur empfangen, welche letztere, ohne sich zu besonderen Muskelknospen abzuschneiden, später direct vom Urwirbel ihre Muskeln empfangen, während die Teleostier die Afterflosse durch

Muskelknospen mit Musculatur versorgen, ehe die Beckenflosse damit versehen wird, die erst später dazu gelangt und nun wiederum ihrerseits ohne Vermittelung von Muskelknospen, direct durch Einwachsen der Musculatur vom Urwirbel aus, wie sich leicht an Lachs- und Forellen-embryonen nachweisen lässt.

Hieraus ergibt sich also zur Evidenz, dass die Abschnürung besonderer Muskelknospen nicht erforderlich ist, um die Homodynamie der Flossenmusculatur zu erweisen, und es folgt daraus, dass in der That die Musculatur der Afterflosse und die der Beckenflosse aus homodynamen Theilen der Urwirbel entstehen. Diese Feststellung ist von großer Wichtigkeit für die Frage nach der Herkunft der unpaaren Flosse. Gleich nach der Publication meiner VI. Studie ward mir von Prof. CARL VOGT der Einwurf gemacht, »die unpaare Flosse könne darum nicht aus der Verschmelzung der paarigen hervorgegangen sein, weil bei Teleostiern dieselbe sich weit vor dem After bis nahe an die Brustflosse hin erstrecke«. Derselbe Einwurf ward mir brieflich von meinem Freunde Mr. CUNNINGHAM wiederholt, und findet sich gedruckt in seiner *Critical Note on the latest Theory in Vertebr. Morphol. Proc. R. S. Edinb.* 83/84 p. 759—765.

Ich konnte darauf erwiedern, dass mir dieser Theil der unpaaren Flosse eben so bekannt sei, wie Jedem, der sich auch nur kurze Zeit mit der Embryologie der Teleostier befasst habe; dass ich aber Gründe hätte, ihn, wie überhaupt die eigentlichen Hautfalten der unpaaren Bauch- und Rückenflossen für eine mehr embryonale, — also um mich der modernen Ausdrucksweise zu bedienen — cänogenetische Bildung zu halten, hervorgerufen durch das Bedürfnis der Gleichgewichtsstellung der Embryonen beim Vorhandensein des großen Dottersackes. Ich verlangte, als wirklichen Gegengrund, den Nachweis von Musculatur in diesem praeanaln Theil der Bauchflosse: so lange dieser Nachweis ausbliebe, so lange wäre meine Auffassung nicht erschüttert.

Denn in der That ist die Musculatur das Wesentliche der Flossen, wie die Blutgefäßschlingen das Wesentliche der Kiemen sind, deren Epithel, wie ich an anderer Stelle (VI. Studie, p. 140 u. 141) erörterte, je nach den Verhältnissen vom Ectoderm oder Entoderm abstammen kann, ohne dass die Homologisirung der Kiemen selbst dadurch unmöglich gemacht werde. Lässt sich also die Identität in den Ursprungsverhältnissen der Musculatur der paarigen und unpaaren Bauchflossen erweisen, so ist ihre Identität überhaupt erwiesen, und es bleibt nur übrig, die phylogenetischen Processe an der Hand des Functionswechsels zu kennzeichnen, welche zu ihrer so verschiedenen Ausbildung geführt haben.

Ich habe den Hauptgrund zur Bildung der unpaaren Flosse aus

paarigen Elementen in der Umformung des hinteren Leibesabschnittes des ganzen Wirbelthierkörpers zu einem hauptsächlich der Locomotion dienenden Organe gesucht. Dazu machte sich dieser Abschnitt fähig durch die Verlegung des Afters vom hinteren Leibesende an eine Stelle des Rumpfes.

Gegen diese Auffassung ist von verschiedener Seite Einspruch erhoben worden. Kürzlich hat Dr. O. SEELIGER in seiner »Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien« (Jen. Zeitschr. f. Naturw. XVIII, p. 594) sich folgendermaßen ausgesprochen:

»— in Gegentheile muss man sich, wenn man Dohrn's Ansicht für die richtige hält, über den ganz auffallenden Mangel jeglichen Bindegliedes zwischen Amphioxus und Appendicularien wundern und wird vergeblich versuchen, diese Degenerationsreihe irgend wie in der Ontogenie wiederzufinden, welche gerade einen ganz anderen Entwicklungsgang andeutet. Zudem glaube ich, dass eine derartige Degeneration einen schwer vorstellbaren physiologischen Process darstellt. Es soll nämlich der Darmtractus in einer großen Anzahl von Rumpsegmenten bis auf einen Zellstrang schwinden, dagegen die Chorda, das Nerven- und Muskelsystem, Organe also, die gerade nur vom Darne aus ernährt werden können, persistiren. Diese so bedeutend rückgebildeten Segmente sollen den Larvenschwanz bilden, der physiologisch nichts weiter mehr als ein Locomotionswerkzeug repräsentirt.«

Es scheint, Herr Dr. SEELIGER hat, ehe er die Phylogenie der Ascidien studirte und erörterte, keine Notiz von den Fortschritten der Wirbelthier-Embryologie genommen, er würde sonst nicht so verwundert darüber sein, dass der Darm aus einer großen Anzahl von Rumpsegmenten schwinden, Chorda, Medullarrohr und Urwirbel aber darin beharren soll. Es handelt sich gar nicht um ein Schwinden sollen, sondern um ein thatsächliches Schwinden. Hätte Dr. SEELIGER den »Ursprung der Wirbelthiere« gelesen, so würde er auf p. 25 gefunden haben, dass dort bereits die Thatsache des Schwindens angegeben wird, die sich aus GOETTE'S und BALFOUR'S von mir oft wiederholten Beobachtungen ergibt. In der VI. Studie (p. 175) habe ich genauere Citate gemacht, und kann Dr. SEELIGER versichern, dass nichts leichter ist, als dies Schwinden des postanaln Darmabschnitts zu beobachten. Dabei zeigt sich, dass dicht hinter dem After der postanale Darmabschnitt sich verengert, an einzelnen Stellen sogar das Lumen gänzlich verliert und in Stücke zerfällt, die allmählich, nachdem sie eine Zeit lang als kleine Follikel mit innerem Hohlraum bestanden haben, resorbirt werden. Das hinterste Stück beharrt am längsten, aber schließlich geht es auch zu

Grunde. Dagegen bleibt die Chorda, das Nervensystem und die Leibesmuscultur bestehen, wie männiglich bekannt ist. Was also diesen Process so »schwer vorstellbar« machen soll, ist mir unerfindlich, und was es heißen soll, dass »diese Organe gerade nur vom Darne aus ernährt werden können«, verstehe ich noch weniger. Ich glaubte, dass sie vom Blutgefäßsystem aus ernährt würden, und dass letzteres die Nahrung an alle noch so entfernt vom Darm liegenden Organe bringe. Und was für die Selachier wirklich und thatsächlich besteht, wird auch wohl für die Vorfahren der Ascidien bestanden haben können, wenn anders dieselben auf Fischvorfahren zu reduciren oder in diesem Falle richtiger zu completiren sind.

Sehr bestimmt gegen meine Gesamtauffassung hat sich ferner Mr. A. SEDGWICK in seinem bekannten Aufsatz »On the origin of segmentation« (Quart. Journ. of Micr. Sc. 1884) ausgesprochen. Die Opposition, die Mr. SEDGWICK macht, ist mir aber nicht so verständlich geworden, dass ich daraus mit Sicherheit entnehmen könnte, ob er eben so entschieden die Neubildung des Afters der Vertebraten perhorrescirt, wie die des Mundes. Wenn aber seiner Darstellung nach der ursprüngliche Mund + After der Vertebraten die ganze Länge des offenen Neuralcanales einnahm, so muss der After jedenfalls identisch mit dem Lumen des neurenterischen Canales sein, wo derselbe sich in den Darm öffnet. Da nun aber dieser Canal sich schließt und keine secundäre Öffnung nach außen erlangt, die als After fungiren könnte, so bleibt nichts übrig als anzunehmen, dass ein neuer After sich gebildet hat. Auf p. 33 seiner Schrift sagt Mr. SEDGWICK aber: *»it will be evident from the above hypothetical account of the origin of the Vertebrata, that I believe that the mouth and anus of Vertebrata are homologous with the corresponding structures in the Invertebrate segmented animals«*. Dann aber stehen wir wieder der heiklen Frage gegenüber: wie erklärt Mr. SEDGWICK den postanalen Darm der Vertebraten? Es ist nachgewiesen — und ich betonte das schon in der VI. Studie —, dass der Nebendarm sich eben so wie die Chorda aus dem postanaln Darmabschnitt bildet, dass ersterer ziemlich nahe an dem neurenterischen Canal in den Postanaldarm einmündet, und eben so, nach EISIG's Forschungen, nicht weit vom wirklichen After der Anneliden in den Darm ausläuft. Also wenn der After der Anneliden aboralwärts von dieser Einmündung sich findet, — wie kann er plötzlich bei den Wirbelthieren so weit oralwärts wandern?

Wie man sich stellen mag — die allgemeineren Hypothesen SEDGWICK's lasse ich einstweilen aus dem Spiel, wie Alles, was mit der Gastraea- und Coelomtheorie zu thun hat —: um unbeschränkte Anerken-

nung der einstmals bestanden habenden, vollwichtigen Functionirung des Postanaldarms kommt man nicht herum, und dann muss man auch eo ipso bereit sein zuzugeben, dass die für die unpaare Flosse abgegebenen Muskelpartien beträchtlich weiter aus einander lagen, als es jetzt der Fall ist, und wird sich unsehwer entschließen können, zuzugeben, dass sie auf eine ehemals paarige Structur deuten.

Für die Frage nach der genealogischen Stellung der Cyclostomen, Lepto-cardier und Tunicaten ist diese Feststellung aber von hohem Werthe. Allen dreien sind die paarigen Extremitäten abgesprochen worden und wie ich schon früher hervorhob, hat GEGENBAUR noch ganz besonderes Gewicht darauf gelegt, »dass die Gliedmaßen den Cyclostomen fehlen ohne jede Spur, so dass der Mangel nicht aus einer Rückbildung erklärt werden kann« (Morph. Jahrb. II, p. 416). Lässt sich also die unpaare Flosse mit Sicherheit auf die Verwachsung oder Verschmelzung paariger Anlagen zurückführen, so wird dadurch zugleich auch bewiesen, dass diese paarigen Anlagen den Cyclostomen zukamen, dass sie also auch einstmals Becken- und Brustflossen besessen haben müssen, genau so wie alle übrigen Fische.

Und in der That, untersucht man die Cyclostomen mit Bezug auf den Ursprung der Musculatur ihrer unpaaren Flosse, so ergiebt sich ein Thatbestand, der völlig identisch mit dem der Selachier und Teleostier ist. Auch bei *Ammocoetes* finden sich die Kuppelzellen sowohl auf der dorsalen wie der ventralen Spitze der Urwirbelmassen, und auch hier bleiben sie in embryonaler Gestalt liegen, während alle übrigen Zellen der Urwirbel ihre gewebliche Differenzirung durchmachen (Fig. 1—3). Die Zellen bilden anfänglich nur eine dünne Schicht auf den dorsalen Enden der Urwirbel, auf den ventralen sind sie nur mit Mühe in sehr geringer Zahl zu erkennen. Und sehr lange Zeit, weit über die Embryonalstadien hinaus, bleiben sie noch als Embryonalzellen erkennbar: erst bei *Ammocoetes* von 1—2 cm Länge (Fig. 4) kann man ihre Umwandlung in kleine Muskelbündel unterscheiden, ihre volle Entwicklung in kräftige Muskeln erlangen sie aber erst mit der definitiven Umwandlung in das Petromyzonstadium, wo ja auch die unpaare Flosse selbst eine viel stärkere Ausbildung erlangt (Fig. 8a).

Diese Zellen sind also die Homologa der dorsalen und ventralen Muskelknospen, aus denen bei Selachiern und Teleostiern die Muskeln der paarigen und unpaaren Flossen hervorgehen. Da sie nun auf dem Rücken, besonders auf der hinteren Hälfte desselben zu wirklichen

Muskeln der unpaaren Flosse sich entwickeln, so folgt daraus, dass sie auch am Rumpfe sich einstmals zu den Muskeln der paarigen Flossen entwickelt haben müssen, aber bei dem allgemeinen Degenerations- und Reductionsprocess, den die Cyclostomen durchgemacht haben, auch verschwunden sind.

Ist es mir nun auch bisher nicht gelungen, irgend eine Spur der verlorenen Brustflosse aufzufinden, — außer den ventralen Kuppelzellen, welche an allen Segmenten des Rumpfes, also auch an denjenigen sich finden, welche bei den Fischvorfahren der Cyclostomen die Brustflossenmusculation lieferte — so bin ich doch geneigt, in einer sehr deutlich ausgeprägten Structur des *Petromyzon* Reste der Beckenflosse zu erkennen.

Vergleicht man die Configuration des Afters der Cyclostomen mit derjenigen der anderen Fische, so gewahrt man zwei deutliche Längswülste, welche bei den ersteren die Afteröffnung einschließen (Fig. 5). Diese Wülste fehlen den eigentlichen Fischen. Auf dem Querschnitte machen dieselben durchaus den Eindruck zweier nicht zur vollen Entwicklung gelangten Beckenflossen. Stellt man sich vor, dass die Beckenflossen eines Selachiers oder Teleostiers an dem aboralen Ende sich nicht von dem Zusammenhange mit der Körperwandung ablösen, und ihre Basis dadurch nicht einengten, so würden sie ein ähnliches Bild gewähren wie die beiden Afterwülste der Cyclostomen. Bei den Teleostiern wird der Vergleich noch dadurch erleichtert, dass, wie schon oben bemerkt, die Beckenflosse anfänglich nur als Aussackung der Körperwand besteht, inwendig erfüllt von embryonalen Bindegewebszellen, ohne dass sich Muskeln, Knorpel oder Nerven in dieselben begeben. Erst bedeutend später geschieht das Letztere. Stellte man sich vor, dass es gänzlich unterbliebe, so würden die beiden Beckenflossenrudimente der Teleostier den Afterwülsten der Cyclostomen sehr ähnlich sehen.

Da nun aus den obigen Angaben die Deduction sich ergab, dass die Cyclostomen einstmals auch im Besitz paariger Brust- und Beckenflossen gewesen sein müssen, so liegt es sehr nahe, in diesen Afterwülsten die Überreste der Beckenflosse wieder zu erkennen.

Es giebt aber noch eine andere Betrachtung, welche eine solche Deutung unterstützt. Es ist bekannt, dass bei den Selachiern sich ein Theil der Beckenflosse zu männlichen Copulationsorganen ausbildet. Schon bei den Embryonen ist diese Differenzirung sehr wahrnehmbar. Dadurch ist der Antheil der Beckenflosse an dem Fortpflanzungsgeschäfte sehr bestimmt gekennzeichnet. Bei den Teleostiern findet nun zwar

keine Copulation statt, vielmehr lässt das Männchen einfach die Samenflüssigkeit auf die ausgestoßenen Eier hinfließen. Dies ist jedenfalls einfacher, — und nach den bisher geltenden Maximen würde man es also auch als das Ursprüngliche ansehen. Ich lasse dahingestellt, ob das richtig ist. Bei den Cyclostomen, den Petromyzonten, findet vielleicht eine Copulation statt, denn das Männchen besitzt einen deutlich austülpbaren, unpaaren Penis, der freilich nur eine Ausstülpung der Leibeshöhlenwandung zu sein scheint (Fig. 7b). Der Fischer, welcher das Petromyzonmaterial für meine Arbeiten besorgt, behauptet, gesehen zu haben, dass die Männchen sich an die Weibchen ansaugen, und dass bei dieser Gelegenheit eine Copulation statt habe. Ob das richtig ist, kann ich nicht behaupten: da es leicht gelingt, die Petromyzonteneier künstlich zu befruchten, so sollte man glauben, dass der Befruchtungsact auch in normaler Weise ohne Copulation vor sich gehe. Wie dem nun auch sei, sicher ist, dass die Geschlechtstheile durch die Afterwülste eine Art von Schutz gewinnen.

Fragt man sich aber, auf welche Weise der Penis der Petromyzonten ausgestülpt wird, so ergibt die Untersuchung, dass mit dieser Function offenbar ein besonderer Muskel betraut wird, der, so weit ich sehen kann, bisher nur von einem Forscher näherer Aufmerksamkeit gewürdigt worden ist.

In seinen »Beiträgen z. vergl. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere« beschreibt SCHNEIDER auf p. 59 den von ihm sog. Afterflossenmuskel. Er sagt:

*»Die Afterflossenmuskeln sind ziemlich dünn. Sie werden aus 3 bis 4 primären Kästchen gebildet, deren Ligamente längs verlaufen. Die Fasern stehen schief von oben nach unten und hinten. Durch secundäre Scheidewände werden secundäre Kästchen gebildet, welche von parietalen und centralen Faserbündeln erfüllt sind. Weder die parietalen noch die centralen Bündel besitzen ein Sarkolemma. Diese Muskeln kommen nur Petromyzon, nicht Ammocoetes zu. Ihrer Structur nach gleichen sie aber den Längsmuskeln von Ammocoetes.«*

Mit diesen Worten kann ich mich einverstanden erklären, nur glaube ich, dass mehr als 3—4 primäre Kästchen zur Bildung des gesammten Muskels verbraucht werden. Der histologischen Structur nach handelt es sich jedenfalls um Muskeln, welche als Producte der Urwirbel anzusehen sind, nicht etwa um einen Darmmuskel; denn glatte Muskelfasern des Darmes sind noch außerdem vorhanden, und umgeben ringförmig den Afterdarm, etwas vor seiner Ausmündung (Fig. 7—8).

Es ist nun interessant zu sehen, dass die Haupttrichtung der Fasern

dieses Muskels eine verticale ist, die aber durch seine Lagerung um die Cloake herum zu einer gekrümmten wird. In der Mittellinie stoßen die Ansatzpunkte zusammen: sie werden aber durch ein bindegewebiges, verticales Septum geschieden, am Bauch stehen sie bedeutend weiter aus einander, so dass ihre bilaterale Natur sehr deutlich wird.

Woher stammt nun dieser Muskel? Gegen die Annahme, dass er eine einfache Abtrennung der Körpermuskeln sei, spricht die verticale Richtung seiner Fasern, denn jene sind bekanntlich horizontal gerichtet. Zu den Urwirbeln, d. h. also zu den Körpermuskeln gehört er seiner Structur nach: vertical gerichtete Körpermuskeln sind aber die Flossensmuskeln, sowohl die der paarigen, als die der unpaaren Flossen. Da nun um die After- und Urogenitalspalte herum zwei Längswülste sich finden, welche, wie oben erwähnt ward, sehr an rudimentäre Beckenflossen erinnern, so glaube ich die Hypothese aufstellen zu dürfen, dass der sog. Afterflossensmuskel der *Petromyzonen* homolog mit der Musculatur der Beckenflosse der Fische sei.

Der Beweis für diese Hypothese könnte erst gegeben werden, wenn es gelänge, die Herkunft dieses Muskels im *Ammocoetes* festzustellen. Bisher habe ich aber keine Spur desselben bei *Ammocoetes* finden können, — auch SCHNEIDER giebt dasselbe an — einen *Ammocoetes* im Übergang zu *Petromyzon* habe ich aber noch nicht in meine Hände bekommen, — so muss also diese Frage einstweilen ungelöst und die Hypothese als Hypothese bestehen bleiben. Dass sie aber die Wahrscheinlichkeit für sich hat, geht hervor aus der Anlage der Kuppelzellen an den Urwirbeln, deren Vorhandensein für den einstmaligen Bestand auch der paarigen Flossen entscheidend ist.

Für die Feststellung der genealogischen Stellung der Cyclostomen ist es von Wichtigkeit, dass sich die Rudimente der Flossen nachweisen lassen, denn ihre vermeintliche Ursprünglichkeit gegenüber den eigentlichen Fischen wird nun auch von dieser Seite her in Abrede gestellt. Es sind noch nicht zehn Jahre verflossen, seit Prof. HAECKEL die Behauptung aufstellte, »dass in allen wichtigen und auszeichnenden Organisations-Eigenthümlichkeiten die Cyclostomen weiter von den Fischen entfernt seien als die Fische von den Säugethieren und vom Menschen« (Anthropogenie, III. Auflage, 1877, p. 460). Meine gegen diese Auffassung gerichteten Einwürfe im »Ursprung der Wirbelthiere« hat HAECKEL zu widerlegen versucht, indem er schreibt (Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. Jen. Zeitschr. f. Naturw. X. Supplement, p. 88):

»Da mithin die neue anthropocentrische Degenerationstheorie von

*Michelis*<sup>1</sup> die Aussicht eröffnet, den mosaischen Schöpfungsmythus in einer überraschenden (wenn auch etwas gezwungenen!) Weise mit der Darwin'schen Descendenztheorie auszusöhnen und zu verkuppeln, so steht ihr vielleicht noch eine große Zukunft bevor; besonders wenn die wirklich vorhandenen Degenerations- und Rückbildungsphänomene übertrieben dargestellt, als allgemein gültige »Gesetze« aufgefasst und auch überall dort gesucht werden, wo sie gar nicht vorhanden sind. Hat doch kürzlich ein phantasiereicher jüngerer Zoologe alles Ernstes die Behauptung aufgestellt, dass die bekannte Descendenzreihe der Chordonier, Acranier, Cyclostomen und Fische umgekehrt aufgefasst werden müsse, und dass durch zunehmende Entartung und Rückbildung aus den Fischen die Cyclostomen, aus diesen der Amphioxus und aus letzterem die Tunicaten entstanden seien. Wenn wir diese stufenweise Degeneration mit consequenter Logik noch etwas weiter verfolgen, so werden wir uns leicht überzeugen, dass die Fische durch Rückbildung aus den Amphibien, wie diese aus den Säugethieren, entstanden sind. Innerhalb dieser letzteren Classe ist es dann auch leicht nachzuweisen, dass die Monotremen von den Beuteltieren, diese letzteren von den Affen und die Affen von den Menschen abstammen. Sie alle sind durch fortgehende Entartung und Rückbildung aus heruntergekommenen Menschen entstanden: Stück für Stück haben sie ihre menschlichen Attribute eingebüßt: erst die Sprache, dann den Gehirnbalken, später die Milchdrüsen und die Haare. Bis zu den Fischen heruntergekommen haben sie als Cyclostomen auch noch die Arme und Beine, so wie die Kiemenbogen und Kiefer aufgegeben; ja der unselige Amphioxus, der die schwersten Verschuldungen auf sich lud, hat schließlich sogar den Kopf verloren!«

Es wäre nichts leichter, als diese Spötterei nach dem Sprichwort vom Klotz und Keil zu beantworten, wäre nicht die Frage, um die es sich hier handelt, eine zu schwerwiegende, die nichts mehr und nichts weniger als einen Wendepunkt in der Morphologie bedeutet. Ja, ich würde gar nicht auf diese für mich abgethanen Dinge zurückgekommen sein, wenn nicht Prof. HAECKEL noch in seiner letzten Publication (Ursprung u. Entwicklung der thierischen Gewebe. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XVIII, p. 270) dieselbe Anschauung beibehielte. Es heißt dort:

»Amphioxus, als der einzige lebende Vertreter der Acranier, steht unter allen uns bekannten Wirbelthieren der Stammform derselben am

<sup>1</sup> Haeckelogenie. Ein akademischer Protest gegen HAECKEL'S Anthropogenie. Bonn 1875.

nächsten; so falsch es einerseits sein würde, ihn selbst mit dieser Stammform zu identificiren, so unrichtig ist es andererseits, seine hohe Bedeutung als des einzigen Vertreters jener ausgestorbenen Stammgruppe zu unterschätzen. Zwar ist von verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, diese außerordentliche Bedeutung zu leugnen; bald sollte der *Amphioxus* gar kein Wirbelthier sein, bald ein degenerirter Abkömmling der Fische. Die sorgfältigen »Studien über Entwicklung des *Amphioxus*« von Hatschek, welche die epochemachende Entdeckung von Kowalevsky bestätigen und ergänzen, haben jene Versuche widerlegt [?], und die maßgebende Stellung des *Amphioxus* an der Wurzel des Vertebratenstammbaumes fest begründet [?]. Vor Allem ist nunmehr festgestellt [?], dass die Keimesgeschichte des *Amphioxus* in allem Wesentlichen einen palingenetischen Charakter trägt und nur in untergeordneten Beziehungen cenogenetisch modificirt ist. In Bezug auf die Gastrulation, die Bildung der Chorda, der beiden Cölomtaschen so wie die weitere Verwendung der vier secundären Keimblätter, ist die Ontogenie des *Amphioxus* das typische Paradigma für die übrigen Wirbelthiere, bei welchen durch cenogenetische Complicationen, insbesondere durch Ausbildung des Nahrungsdotters und verschiedener Eihüllen, der ursprüngliche palingenetische Keimungsprocess mehr oder weniger »gefälscht« oder besser »gestört« erscheint.«

Hierzu folgt noch die Anmerkung:

»Dass *Amphioxus* und die parasitischen Cyclostomen in Folge ihrer eigenthümlichen Lebensweise vielfach degenerirt sind, habe ich schon früher betont; um so wichtiger ist es, dass trotzdem der palingenetische Charakter ihrer Keimung im Wesentlichen erhalten bleibt. Die Ansicht, dass *Amphioxus* (— als »verlorner Sohn der Wirbelthiere« —) durch Degeneration aus Fischen entstanden sei, findet in seiner palingenetischen Keimesgeschichte keine Spur von Begründung.«

In diesem ganzen Raisonement wird schwerlich irgend Jemand eine Spur von Beweisen für die These, dass die Entwicklung des *Amphioxus* palingenetisch verlief, zu finden im Stande sein. Es ist ein einfacher Zirkelschluss, und kann der Natur der Sache nach kein anderer sein. Er beruht auf der Annahme, dass *Amphioxus* jenen primitiven Vertebraten am nächsten stehe, die vorausgesetzt werden; weil aber die Ontogenie desselben (scheinbar!) keine Spur von rudimentären Organen aufweist, dagegen aber eine Gastrula in optima forma, die sich sogar zu einer Wimperlarve entwickelt, — so wird geschlossen: dies müsse der uranfängliche Entwicklungsmodus auch aller übrigen Vertebraten gewesen sein: ergo ist die *Amphioxus*-Entwicklung palingenetisch.

Der fundamentale Fehler in diesem wie in vielen anderen phylogenetischen Rechenexempeln liegt in dem Glauben an die bequeme Anwendbarkeit des biogenetischen Grundgesetzes. Im Princip richtig, ist dieses sog. »Gesetz« doch nur in demselben Sinne zu gebrauchen, wie die olim delphischen Orakelsprüche. Die erste Anwendung desselben, ja die eigentliche Geburt, war schon mit denselben Schwierigkeiten und Gebrechlichkeiten behaftet, wie alle späteren Versuche, mittels Appelles an das biogenetische Grundgesetz phylogenetische Streitfragen entscheiden zu wollen. Sein Begründer und erster Anwender, FRITZ MÜLLER, hat mittels der in ihm enthaltenen Doctrinen auf einen Nauplius als Stammvater aller Crustaceen, ja Arthropoden schließen wollen. Ob FRITZ MÜLLER selbst noch an die Existenz dieses Stammvaters glaubt, weiß ich nicht, — aber bei vielen anderen Zoologen ist wohl die Ansicht überwiegend, dass der Nauplius nur eine spezifische Larvenform ist, die von dem relativen, — phyllopodenartigen(?) — Stammvater aller heutigen Crustaceenordnungen allen Nachkommen hinterlassen worden ist. Auf welchem Wege aber dieser phyllopodenartige Stammvater zur *Nauplius*-Larve gekommen, das ist eben die Frage, und ich meinerseits verweise auf meine Erörterung derselben in der Pantopoden-Monographie der »Fauna und Flora des Golfes von Neapel«, III., p. 84—116, wo ich mich dafür entschieden, den Nauplius als eine crustaceenartig umgeformte Wurmlarve zu betrachten.

Eines der Hauptgebreehen der bisherigen Phylogenie liegt meines Erachtens eben in dem Umstande, dass sie sich vor allen Dingen auf die Anfangsstadien der Organisation hat einlassen wollen. Das ist zwar eine sehr begriffliche Tendenz, aber nach den ersten, ziemlich missglückten Versuchen hätte man davon abstellen sollen, die geschichtlichen Ereignisse der Urzeiten für leichter erkennbar halten zu wollen, als die uns näher liegenden Phasen der Genealogie. Die Gastracatheorie, von der wir in der oben citirten Schrift HAECKEL'S wieder einen neuen, mit einigen wenigen Veränderungen nicht wesentlich schmackhafter gemachten Aufguss erhalten, krankt an demselben Gebreehen, und selbst wenn sie wahr wäre, bliebe doch die Hauptsache immer die, den wirklichen Weg der genealogischen Entwicklung von der Gastraea in die einzelnen Phylen nachzuweisen und die Frage zu entscheiden, wie weit die einzelnen Phylen in derselben genealogischen Linie sich entwickelt haben, ob und wo sie aus einander hervorgegangen, welche Umformungen ihre Componenten erlitten, etc. Ohne diese Arbeit bleibt die Gastraeatheorie unfruchtbar und erinnert an die bekannten

chinesischen Schachteln, die man voll Begier in die Hand nimmt, um zu sehen was drin ist. Man öffnet sie, und findet eine zweite nahezu eben so große Schachtel! Auch diese wird geöffnet: eine dritte Schachtel kommt zum Vorschein! Danach eine vierte, fünfte, zehnte und zwanzigste — schließlich werden sie immer kleiner, und in der letzten und kleinsten — findet sich nichts! Die Gastraeatheorie aber als Umsturz der Typentheorie zu verkünden, heißt einen Wechsel auf die Zukunft ausstellen: erst wenn zwingend nachgewiesen sein wird, dass der eine Typus aus Angehörigen eines anderen hervorgegangen ist, alsdann wird man die etwa noch vorhandenen Anhänger der Typentheorie bekehrt haben; wahrscheinlich aber wird es dann keine mehr geben, weil die Anhänger der Typentheorie von selbst aussterben. Der Nachweis aber, dass die Angehörigen des einen bisherigen Typus wirklich aus denen des anderen hervorgegangen sind, kann nicht eher als beigebracht angesehen werden, als bis die einzelnen an ihnen bestehenden Organe in ihrem directen verwandtschaftlichen Verhältnisse zu denen des anderen erkannt sind. Ehe das nicht geschehen ist, bleibt es ein Glaubensartikel, und alles Streiten darüber um so fruchtloser, je dogmatischer der Boden ist, auf dem gekämpft wird.

Nach HAECKEL's Darstellung ist der *Amphioxus* das einzige Wirbelthier, welches noch eine wirkliche Gastrularlarve besitzt. (Gastraeatheorie etc. Jen. Zeitschr. VIII. p. 18). Da dies nun in der That die allerschlagendste Thatsache für die richtige Beurtheilung der Entwicklungsweise des *Amphioxus* als palingenetisch wäre, so wird es der Mühe lohnen zu untersuchen, ob die sog. Gastrula des *Amphioxus* wirklich den zweifellosen Anspruch erheben darf, ohne Weiteres als Recapitulation der supponirten Gastraea-Urform zu gelten.

In der VIII. Studie glaube ich den Nachweis geführt zu haben, dass die sog. Hypobranchialrinne des *Amphioxus* homolog mit der Thyreoidea der Cyclostomen ist, speciell mit der Form dieses Organs, das ich von *Ammocoetes* beschrieb und abbildete. Diese Meinung ist, wie ich schon a. a. O. hervorhob, zuerst aufgestellt durch WILH. MÜLLER, von A. SCHNEIDER unterstützt, von GEGENBAUR gebilligt und von BALFOUR nicht abgelehnt. Ich verwies aber darauf, dass es mir unmöglich scheinete, die Hypobranchialrinne des *Amphioxus* resp. den Endostyl der Tunicaten als Prototyp der Thyreoidea anzusehen, dass ich vielmehr die Thyreoidea als Vorstadium der Hypobranchialrinne in Anspruch nehmen müsse. Dazu zwingt u. A. das Vorhandensein der Pseudobranchialrinne bei den Cyclostomen und die von mir als homolog erachtete Schlundwimperrinne der Tunicaten.

Es war nun zwar meine Absicht von weiteren Übereinstimmungen in der Structur der Cyclostomen und der Ascidien erst an anderer Stelle zu sprechen, aber jetzt erscheint es mir wünschenswerth, schon hier darauf einzugehen.

Die Pseudobranchialrinne der Cyclostomen ist nicht die einzige Wimperrinne dieser Thiere. Schon A. SCHNEIDER hat darauf aufmerksam gemacht, dass jede Kiemenscheidewand des *Ammocoetes* einen nach innen gerichteten Wimperbogen zeigt, welche nach dem Rücken zu in eine jederseits der sog. Dorsalkante (SCHNEIDER l. c. p. 83) verlaufenden Wimperstrang mündet.

Ich kann diese Angabe vollauf bestätigen, so weit es die seitlichen Wimperstreifen, die auf den einzelnen Diaphragmen der Kiemensäcke verlaufen, angeht, muss aber betonen, dass die dorsale mittlere Falte, welche in den Kiemendarm der ganzen Länge nach hineinragt, eine Wimperstrang trägt, welche nur da bilateral sich zeigt, wo die Kiemendiaphragmen sich an dieselbe anschließen, resp. von ihr ausgehen. Diese mittlere Falte wird schon von RATHKE in seiner »Anatomie des Querders« beschrieben. Es heißt dort (Beiträge z. Gesch. d. Thierwelt. 4. Abth. p. 84):

»Zwischen den Kiemen befindet sich dicht unter der Wirbelsäule ein durch die ganze Länge der Brusthöhle und parallel mit der Mittellinie des Körpers verlaufender schmaler und müßig dicker Lappen, der an seinem unteren Rande mehrmals ausgeschweift und an seinen beiden Seiten mit dem obersten Theile aller Kiemen verwachsen ist (l. c. Fig. 7<sup>17</sup>, Fig. 8<sup>6</sup>, Fig. 12). Er besteht aus einer zellgewebigen Masse, die unten und an den Seiten von der zarten beinah mucösen Haut, welche die Brusthöhle auskleidet und sich über die Kiemen hinwegzieht, umhüllt wird. Inwendig scheint er eine nach seiner Länge verlaufende und abwechselnd enger und wieder weiter werdende Höhle zu besitzen. Die Bedeutung, die er haben mag, ist mir unbekannt geblieben. Vielleicht aber ist er ein Blutbehälter.«

Dieser »dorsale Lappen« RATHKE's, »Dorsalleiste« SCHNEIDER's, ist offenbar identisch mit der gleichfalls als Dorsalleiste bezeichneten Bildung der Ascidien, welche sich gegenüber der Hypobranchialrinne durch die ganze Länge des Kiemenkorb der Ascidien hindurchzieht, und bei vielen Arten derselben in einzelne, in das Lumen des Kiemenkorb hinabhängende zungenförmige Fortsätze ausgezogen ist, und ihrer ganzen Länge nach flimmert. Mit dieser Flimmerung wären dann also der resp. die dorsalen Flimmerstreifen des *Ammocoetes* zu vergleichen, welche zuerst SCHNEIDER entdeckt hat. Er beschreibt diese Bildung folgendermaßen (l. c. p. 84):

»Auf der Bauchseite beginnt am Eingange des Magens in der Mittellinie eine wimpernde Rinne (A), welche bis zum Eingang der Thyreoidea zieht, dann sich theilt und rechts und links von der mittleren Kante bis vor die erste Kiemenspalte verläuft (B). Parallel dem Vorderrande derselben steigen beide Rinnen bis zur Rückenlinie, dort werden dieselben flach und ziehen nun als Wimperschnur (C) an den beiden Seiten der oben beschriebenen dorsalen Kante, in geringer Entfernung von deren freiem Rande, bis zum Eingang des Magens der Kiemenhöhle. An jedem Kiemenbogen zweigt sich von den oberen Wimperschnüren je eine Wimperschnur (D) ab, welche auf dem vorderen Saum jedes Kiemenbogens nach unten zieht, ohne dass, wie ich ausdrücklich bemerke, eine Verbindung dieser queren Wimperschnüre mit den ventralen Wimperrinnen stattfindet.«

Die Buchstaben A—D habe ich in dies Citat gesetzt, um die einzelnen Componenten dieses ganzen Wimperapparates bequemer bezeichnen zu können. Es erscheint mir nun nicht schwierig, dieselben bei den Ascidien wieder nachzuweisen. Mit A möchte ich die Wimperstreifen homologisiren, welche sich jederseits parallel der Hypobranchialrinne durch den ganzen Verlauf des Kiemenkorbes der Tunicaten nachweisen lassen, und auf der Tafel 8 der VIII. Studie z. Urgesch. d. Wirbelthierkörpers auf dem Querschnitte abgebildet, aber nicht näher bezeichnet oder beschrieben sind. Sie sind auf Fig. 24 linker Hand dargestellt, auf Fig. 25 bilden sie eine hufeisenförmige convexe Falte, auf Fig. 26 sind sie beiderseits abgebildet, eben so auf Fig. 27 und 28; auf Fig. 29 wiederum nur linker Hand. Die mit B bezeichneten Wimperrinnen bilden die Pseudobranchialrinne, sind also die Schlundwimperrinnen der Tunicaten. Die Wimperschnur C der Dorsalkante findet sich an der Dorsalleiste der Ascidien wieder und die einzelnen Wimperbogen D der Kiemenbogen sind offenbar identisch mit den von SEELIGER genauer beschriebenen Flimmerbogen des Kiemendarmes. Über diese Bildungen bemerkt Dr. SEELIGER (Zur Entwickl. d. Ascidien, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Wien LXXXV, Heft 1, p. 397).

»Wir müssen nun untersuchen, wie jene regelmäßige Lagerung der Kiemenspalten entsteht, die dem Kiemendarme ein an Segmentirung erinnerndes Aussehen verleiht. Es geschieht dies durch regelmäßige Faltungen des Kiemendarmes. Wenn nämlich eine größere Zahl regellos zerstreuter runder Kiemenspalten gebildet ist, beginnt dorsal an einer, bald auch an mehreren Stellen die Kiemendarmwand sich gegen innen zu falten.

»Diese mit ihren convexen Flächen gegen innen zugekehrten Erhe-

bungen schreiten vom Rücken aus nach beiden Seiten hin gegen die Bauchseite vor, so dass der Kiemendarm bald von mehreren parallelen Rinnen durchzogen ist, welche sich ähnlich ausnehmen wie die Reifen an einem Fasse. So wird der Kiemendarm in auf einander folgende parallele Zonen zerlegt, in welchen die Kiemenspalten regellos zerstreut zu erkennen sind.« — Die reifenförmigen Falten erleiden aber auch noch eine Weiterentwicklung: sie erstrecken sich immer tiefer in die Kiemendarmhöhle hinein. Dieses Wachstum wird herbeigeführt durch eine rege Zelltheilung, und so werden denn die ziemlich kubischen Darmzellen allmählich in flache verwandelt; nur an dem äußersten Ende bleiben sie würfelförmig, werden sogar etwas cylindrisch und gewinnen Bewimperung. Diese äußersten Theile heben sich besonders deutlich ab, und wir werden sie als Flimmerbogen des Kiemendarmes bezeichnen<sup>1</sup>.«

Es leuchtet ein, wie wichtig die Homologiebestimmungen all dieser Flimmerapparate sind. Denn daraus folgt ohne Weiteres, dass der Kiemendarm der Ascidien in toto mit dem Kiemendarm des *Ammocoetes* zu parallelisiren ist, und dass es sich nicht bloß, wie SEELIGER u. A. meinen, um »ein an Segmentirung erinnerndes Aussehen« des Ascidien-Kiemendarmes handelt, sondern um die letzten, aber entscheidenden Beweise der wirklichen Segmentirung, wie sie bei den Wirbelthieren besteht. Und da nachgerade wohl kein Zweifel mehr bestehen kann, dass die Petromyzonten degenerirte Fische<sup>2</sup> sind, so

<sup>1</sup> Bei Gelegenheit dieses Citates möchte ich auch gleich citiren, was Dr. SEELIGER l. c. p. 398 über die Bildung der Pseudobranchialrinne von *Clavelina* zu sagen hat. Obwohl der citirte Aufsatz schon aus dem Jahre 1882 stammt, ist er mir doch bisher entgangen: es ist aber interessant zu wissen, wie diese Bildung der Ascidien entsteht.

»Auch außerhalb des Peritonealraumes entsteht eine mit den eben erwähnten Furchen parallel verlaufende rinnenförmige Einstülpung am Kiemendarme, die aber niemals so tief in die Darmhöhle sich hineinreckt, sondern immer mehr flach bleibt, die sog. Flimmerrinne. Sie beginnt unmittelbar vor dem Endostyl und steht in Verbindung mit den beiden äußeren Einstülpungen — Bauchfurchen —, durch welche der Endostyl sich zuerst als bemerkenswerther Theil des Kiemendarmes abhob. Eine tiefere Bedeutung bei der Beurtheilung von Verwandtschaftsbeziehungen der Ascidien möchte ich diesem Gebilde nicht beilegen.« Wie die VIII. Studie gelehrt hat, ist diese tiefere Bedeutung dennoch vorhanden — freilich nicht von dem Standpunkte aus, den Dr. SEELIGER einnimmt, wie wir weiter unten erfahren werden.

<sup>2</sup> In der oben citirten »Anmerkung« sagt Herr Prof. HAECKEL, er habe schon früher betont, dass *Amphioxus* und die parasitischen Cyclostomen in Folge ihrer eigenthümlichen Lebensweise vielfach degenerirt seien; trotzdem sei aber der palingenetische Charakter ihrer Keimung (?) im Wesentlichen erhalten geblieben. Die Frage ist indess, was Herr Prof. HAECKEL unter dem »Wesentlichen« versteht. Nach Prof. HAECKEL (*Anthropogenie* p. 558 ff.) »sind die Cyclostomen weiter von

folgt auch von dieser Seite her, die »von dem phantasiereichen jüngeren Zoologen alles Ernstes aufgestellte Behauptung, dass die bekannte Descendenzreihe der Chordonier, Acranier, Cyclostomen und Fische umgekehrt aufgefasst werden müsse«, sei in der That richtig, und die von vielleicht glücklicher veranlagten älteren Zoologen vertretene »bekannte« Reihenfolge müsse ins Gebiet der Einbildungen verwiesen werden.

Ich behaupte an dieser Stelle nicht, dass ich diese Homologien mit dem Hinweis auf ihre Wahrscheinlichkeit nun auch bewiesen hätte: bin ich mir doch nur zu sehr bewusst, welche Schwierigkeiten all diese Aufgaben bieten, und wie täglich neue Wendungen eintreten können, welche Modificationen solcher Auffassungen nach sich ziehen. Aber ihre Wahrscheinlichkeit ist recht beträchtlich, nachdem einmal durch die Homologisierung der Hypobranchialrinne mit der Thyreoidea und der Schlundwimperrinnen mit der Pseudobranchie ein fester Punkt gewonnen zu sein

---

*den Fischen entfernt, als die Fische vom Menschen. Sie müssen daher als die letzten Überbleibsel einer sehr alten und sehr tief stehenden Wirbelthierklasse betrachtet werden, welche noch lange nicht die Organisationshöhe eines wirklichen echten Fisches erreicht hatte. Um nur das Wichtigste hier kurz anzuführen, so fehlt den Cyclostomen noch jede Spur von Gliedmaßen. — Der wichtige Apparat der Kiemenbogen, des Zungenbeins etc., der sich von den Fischen bis zum Menschen vererbt, fehlt den Cyclostomen noch ganz. Sie haben allerdings ein knorpliges, oberflächlich gelegenes Kiemengerüst, aber von ganz anderer morphologischer Bedeutung.* Vorher ist schon bemerkt, dass Ober- und Unterkiefer den Cyclostomen ganz fehlen, dass die Nase unpaar sei etc. Ich habe nun nachzuweisen gesucht, dass Spuren der Gliedmaßen vorhanden sind und habe gleichfalls erwiesen, dass das sog. äußere Kiemengerüst mit den Kiemenbogen, Zungenbein etc. der übrigen Vertebraten identisch ist; dass das Saugmaul nachträglich aus einem kiefertragenden Beißmaul entwickelt worden ist, dass die Nase ursprünglich paarig gewesen sein muss. Früher hat Prof. HAECKEL (Gener. Morphol. II p. CXX) mit anerkennenswerther Vorsicht gesagt: »während alle übrigen Pachycardier ein sympathisches Nervensystem besitzen, ist dieses bei den Cyclostomen noch nicht entdeckt«. In der »Anthropogenie« findet sich keine Angabe über dieses Verhältniß: es wird aber Prof. HAECKEL und Andere interessieren zu hören, dass es mir gelungen ist, auch den letzten Rest des Sympathicus bei *Petromyzon* aufzufinden. Er findet sich nämlich in Gestalt zerstreuter Ganglienzellen inmitten einer mesoblastischen Gewebsmasse über den letzten Enden der Nierengänge und der Geschlechtsausführwege. Man sieht diese Ganglienzellen mit großer Deutlichkeit auf Längs- und Querschnitten, wenn man die Schnitte durch den After, die Rudimente der Beckenflossen und die umliegenden Partien führt. Bestimmtere Angaben hierüber behalte ich mir für eine andere Gelegenheit vor.

Alle diese Apparate (Extremitäten, Kiefer, Kiemenbogen, Sympathicus und noch viele andere) sind doch gewiss »wesentlich«: und wenn nun doch in der Keimung davon nichts wahrzunehmen, so bleibt es recht schwer zu verstehen, worin Prof. HAECKEL den »palingenetischen« Charakter dieser Keimung entdeckt hat.

scheint. Festzustellen bleibt vor allen Dingen erst, wie sich die große Zahl der Wimperbogen, welche sich im Kiemenkorb der Ascidien findet, gegenüber der auf acht beschränkten der wirklichen Wirbelthierkiemen erklären lässt. Es existirt die weitverbreitete Vorstellung, als ob diese größere Zahl bei Ascidien und des *Amphioxus* auf die früher auch bei den Wirbelthieren angenommene größere Zahl von Kiemenspalten zurückbezogen werden könne. oder diese auf jene (cf. GEGENBAUR, Kopfskelett etc., p. 278. BALFOUR, Comp. Embryol. II. 623), aber auch hier ist die Vorfrage erst zu lösen, ob *Amphioxus* und die Tunicaten irgend welchen Anhalt für die Reconstruction der vor den Selachiern liegenden Wirbelthiere geben können. Mir wenigstens, der ich diese Auffassung leugne, kommt es viel wahrscheinlicher vor, dass der Kiemenkorb der Tunicaten und Leptocardier in einer ganz anderen Weise erklärt werden müsse, nämlich durch nachträgliche Vermehrung der Kiemensegmente. Indess streift diese Frage an Gebiete, die noch so völlig dunkel sind, nämlich an die schon in der VIII. Studie p. 70 berührte Frage: was ist ein Segment? dass ich es vorziehe, darüber an dieser Stelle zu schweigen und mich mit dem bloßen Hinweise zu begnügen, dass die größere Zahl der Kiemensegmente (ich spreche ausschließlich vom Kiemenkorb) der degenerirten Vertebraten einen Neuerwerb vorstellt und mit der wahrscheinlich bei den wahren Vorfahren der Fische einst bestanden habenden größeren Zahl der Kopf- und Rumpfkienenspalten nichts zu thun hat.

Es begreift sich, dass ich, einmal auf der Bahn der wahrscheinlichen Homologisirungen der Tunicaten und Vertebraten angekommen, und mit einem Δόξ μου που σπῆ ausgerüstet, meine Stimme für die Auffassung abgebe, dass die Muskelreifen der Tunicaten sich auf die visceralen Muskeln, d. h. auf Homologa der Kopfhöhlen und Kiemenmuskulatur der Fische zurückbeziehen lassen, nicht auf umgewandelte Urwirbel, und dass eben so die Nerven, welche sich an sie und an den Kiemenkorb begeben, mit dem Trigemini, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus homologisiren lassen. Prof. TODARO machte mich darauf aufmerksam, bei einem Gespräch über diese Verhältnisse, ob nicht die zuerst von H. MÜLLER<sup>1</sup> und nachher von ihm selbst beobachteten und beschriebenen<sup>2</sup> Gehörbläschen in der That auf die Gehörblasen der Wirbelthiere zurückbezogen werden könnten, — woraus sich denn für die Homologisirung der Nerven bei den Salpen festere Anhaltspunkte ergeben würden.

<sup>1</sup> Zeitschr. f. w. Zool. IV. p. 330.

<sup>2</sup> Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Roma, 1875. p. 28.

Doch ich will mich nicht zu weit auf das Gebiet der, wenn auch sehr plausiblen Vermuthungen einlassen; habe es auch nur gethan, um etwas drastisch die veränderte Lage der Dinge zu bezeichnen, von der aus man jetzt mit dem vollen Rechte einer stabilirten Hypothese von Trigemini, Facialis und Vagus der Ascidien und Salpen reden kann. Es ist das um so charakteristischer, als gerade im vorigen Jahre eine Arbeit erschienen ist, welche sich auf das eingehendste damit beschäftigt, das phylogenetische Problem der Tunicaten zu lösen: die bereits citirte Arbeit des Dr. O. SEELIGER »Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien« (Jen. Zeitschr. XVIII), in der der Verfasser zu dem bemerkenswerthen Resultate gelangt, »dass die Ascidienlarve aus einem Kopf- und zwei darauf folgenden Rumpfsegmenten zusammengesetzt sei. Kopf und erstes Rumpfsegment seien zum Vorderleib der Larve verschmolzen, das zweite Rumpfsegment sei der Larvenschwanz« (l. c. p. 582).

Es wird freilich schwer sein, mit dem Verfasser dieser bemerkenswerthen These sich aus einander zu setzen, denn wir finden in ihm einen orthodoxen Gläubigen des biogenetischen Grundgesetzes, der Gastraeatheorie und verschiedener anderer heut geltender Bekenntnisse. Zugleich beginnt in seinen Deductionen ein Factor mitzuspielen, der wohl bestimmt sein mag, noch schlimme Verwirrung in der Phylogenie anzurichten, da er den Beelzebub der rigoristischen Selectionstheorie durch den obersten der Teufel der von ROUX eingeführten, an sich äußerst scharfsinnigen und geistreichen Theorie der functionellen Anpassung anzutreiben sucht. Kaum beginnt die Phylogenie sich von der Herrschaft der Schlagwörter Anpassung, Differenzirung, Arbeitstheilung etc. einigermaßen zu befreien, so scheint sie den Strudeln der »inneren« Ursachen, der Correlation, Compensation etc. verfallen zu sollen, — in der That von der Scylla in die Charybdis zu gerathen!<sup>1</sup>

Ich werde auch bei dieser Gelegenheit wieder zu wörtlichen Citaten greifen, da wohl nicht jeder Leser die SEELIGER'sche Arbeit kennt und Zusammenfassungen der Gefahr von unbewussten Missverständnissen ausgesetzt sind. Schließlich ist auch die Frage nach der phylogenetischen Stellung der Tunicaten eine so wichtige, so sehr zum Angelpunkt weit-

<sup>1</sup> Ich brauche schwerlich zu betonen, dass hieran die Werke des bedeutenden Breslauer Forschers keine Schuld haben: ist es doch das gewöhnliche Schicksal langjährig ausgereifter geistiger Arbeit, dass sie erst allmählich in ihrer richtigen Tragweite erkannt und gewürdigt wird.

tragendster Debatten geworden. dass es wohl entschuldbar ist, einige Druckseiten der größeren Deutlichkeit halber mit Wiederholungen zu füllen.

Auf p. 582 sagt der Verfasser :

» Wenn es nunmehr als sicher [?] angesehen werden kann, dass alle Tunicaten, wie ich im vorhergehenden Abschnitte zu zeigen versucht habe, von einer freischwimmenden, Appendicularien ähnlichen Stammform abzuleiten sind, so wird sich jetzt die Frage nach dem Ursprunge derselben aufdrängen, um auf diesem Wege den phylogenetischen Zusammenhang der Mantelthiere mit anderen Thierstämmen zu erkennen. Es wird bei dieser Erörterung nur von den embryologischen Thatsachen ausgegangen werden können, denn nur in der Ontogenie der Tunicaten dürfen wir hoffen, jene Vorfahrenreihe, sei es nun mehr oder minder cenogenetisch, wiederzufinden.«

Dieser letzte Satz lässt also, wie gesagt, Dr. SEELIGER als strengen Anhänger des biogenetischen Grundgesetzes erkennen, der sich vorstellt, die Ontogenie offenbare, wenn auch »mehr oder minder cenogenetisch«, die genealogischen Geheimnisse der Thiere ohne Weiteres.

Dr. SEELIGER sagt nun freilich selbst auf p. 584 :

» Man wird nun aber fragen, was denn zur Ansicht berechtige, dass der vordere Abschnitt der Ascidien aus einem Kopf- und Rumpfsegmente zusammengesetzt sei. Es kann nicht geleugnet werden, dass der Vorderleib der Ascidien in seiner ersten Anlage genau eben so ein einheitliches Stück repräsentirt wie der Hinterleib, den wir einem Segmente gleichsetzen. Wenn wir ihn aber trotzdem durch Verschmelzung zweier Theile entstanden auffassen, so geschieht dies deshalb, weil die ganze festgesetzte Ascidie und eben so der Salpenkörper in toto nur dem vorderen Abschnitte der Larven und Appendicularien zu homologisiren sind, während der hintere rückgebildet wurde. Wenn es nun richtig ist, dass alle Bilaterien eine Stammform besitzen, welche aus Kopf- und Rumpfsegment sich zusammensetzt, und dass diese beiden Abschnitte für die Existenz des Thieres unbedingt nothwendig sind: dann werden dieselben auch im Tunicatenkörper und auch in der frühesten embryonalen Anlage desselben vorhanden sein müssen. Denn wie im beschreibenden Theile ausführlich erörtert worden ist, bildet sich der vordere Abschnitt zur Tunicatenform durch ein einfaches Größentachsthum, das mit mannigfachen Faltungen der beiden Blätter verbunden ist, niemals aber durch eine Art von Knospenentwicklung, die als Segmentirung irgend wie gedeutet werden könnte.«

Und das war eben die Frage! Dr. SEELIGER indess, der die Mehr-

oder Vielzahl der früher bestanden habenden Segmente der Tunicaten leugnet, weil man keine Segmentbildung in der Entwicklung zu sehen bekommt, nimmt doch an, dass zwei Segmente, ein Kopf- und Rumpfsegment, vorhanden seien, obwohl auch diese nicht beobachtet werden können, und er nimmt sie an: »weil alle Bilaterien eine Stammform besitzen sollen, welche aus Kopf- und Rumpfsegment sich zusammensetze, und diese für die Existenz der Thiere unbedingt nöthig seien«. Hier liegt doch gewiss ein Widerspruch! Wenn die Anzeichen der Theilung zweier Segmente völlig verschwinden können, so können sicherlich auch die Anzeichen der Theilung von zwanzig, ja zweihundert Segmenten verschwinden. Und wesshalb alle Bilaterien aus zwei Segmenten bestehen müssen und wesshalb diese für die Existenz unbedingt nöthig seien, wäre sehr interessant zu erfahren! Wir gerathen da wieder in den dogmatischen Sumpf der Doctrinen über die Frage »was ist ein Segment? wie entstehen Segmente?« Statt in diese bedenklichen *Petitiones principii* zu verfallen, und von dem allergeblichlichsten Boden der Speculation über den Ursprung der Segmentation und ihre Nachweisbarkeit in der ontogenetischen Entwicklung auszugehen, um phylogenetische Fragen zu lösen, hätte man die letzteren von anderem Boden aus behandeln und aus ihrer Lösung vielmehr Argumente für jene gewinnen sollen!

Dr. SEELIGER fährt fort:

*»Übrigens hat man mehr als einmal versucht, in dem Tunicatenkörper eine ganze Reihe von Segmenten nachzuweisen, wie dies denn auch eine nothwendige Consequenz der Dohrn'schen Degenerationstheorie ist, welche bekanntlich die Mantelthiere von gegliederten Vertebraten ableitet. Bei den Salpen und Dolioliden sind es die mesodermalen Muskelreifen, bei den Ascidien die Kiemenspaltenreihen des Entoderms, welche auf eine Segmentirung hindeuten. Schon dieser Unterschied wird, da der Salpenkörper dem Ascidienleib gleichzusetzen ist, genügen, um die Überzeugung zu erwecken, dass wir es nur mit pseudosegmentalen Bildungen zu thun haben.*

Das wäre freilich eine sehr schwache Basis für irgend welche »Überzeugung«. Ist der Salpenkörper dem Ascidienleib gleichzusetzen, so sind auch die einzelnen Organe gleichzusetzen, und wenn das Endostyl der Salpen und der Ascidien homologe Organe sind — woran wohl Niemand zweifelt — so werden auch die Muskelreifen der Salpen und die Musculatur der Ascidien homolog sein. Deutet also die eine auf Segmentirung hin, so wird es auch die andere thun, und wenn die Kiemenspalten der Ascidien auf Metameren zu beziehen sind, so werden auch

entsprechende Einrichtungen bei den Salpen sich finden, oder aber ihre Umformung nachzuweisen sein, und darin dann derselbe Nachweis der Segmentation erblickt werden dürfen, wie bei den Ascidien. Mit einem Raisonnement wie dem obigen ist diese Frage leider nicht abzuthun.

Ich habe schon darauf aufmerksam gemacht, wie außer Endostyl und Pseudobranchialrinne noch die übrigen Flimmerbogen der Ascidien auf Einrichtungen zurückzubeziehen sind, die wir von *Ammocoetes* kennen, und sehe in diesen Darlegungen den ersten ernstlichen Versuch, die Räthsel der Tunicatenorganisation definitiv, wenn auch nur Schritt vor Schritt, zu lösen. Mit so allgemeinen Darlegungen, wie sie Dr. SEELIGER giebt, ist nicht viel zu machen, und die Auseinandersetzungen, die der Herr Verfasser im weiteren Verlauf seiner Darstellung über Segmentation folgen lässt, bleiben verlorene Liebesmühe: es sind eben nur die üblichen, in allen Handbüchern anzutreffenden Argumente, welche nicht aus der Verlegenheit herausführen. Und wenn Dr. SEELIGER auf p. 585 fortfährt zu sagen:

*»Zwei vollkommen gleichwerthige Abschnitte des Vorderleibes im ganzen Tunicatenstamme sind der respiratorische und der verdauende Abschnitt des Darmtractus«* — so bleibt zweifelhaft, was der Verfasser gleichwerthig nennt, zumal er noch hinzufügt: *»ich würde kein Bedenken tragen, dieselben mit den beiden verschmolzenen Segmenten [d. h. der Gastrula] in Zusammenhang zu bringen, wenn nicht der verdauende Theil des Darmes ontogenetisch aus jenem ersten secundär hervorzüchse«*. In welchen Zusammenhang? und wie wächst der verdauende Theil des Darmes »secundär« und »ontogenetisch« aus dem respiratorischen hervor?

*»Bei der außerordentlich einfachen Organisation der ursprünglichen, Gastrula ähnlichen Stammform, auf welche Kopf- und Rumpfsegment in ihrem ersten Auftreten zurückzuführen sein werden, kann die Gliederung sich nur im Darm- und Nervenrohr bei gleichzeitigem Auftreten einer äußeren Einschnürung geäußert haben. Daher wird jene ursprüngliche Segmentation sich leicht verwischt haben können, so dass die beiden Theile im vorderen Körpertheile der Tunicaten sich jetzt nicht mehr mit Sicherheit unterscheiden lassen. Das hintere Rumpfsegment ist nur deshalb noch deutlich, weil es frühzeitig einen besonderen Entwicklungsgang eingeschlagen hat.«*

Man sollte fast glauben, Dr. SEELIGER habe die »ursprüngliche Stammform« der Tunicaten persönlich vor sich gehabt, — mit soleher Sicherheit wird von ihr gesprochen! Freilich tritt gleich darauf wieder Unsicherheit ein, denn der Verfasser weiß nicht, ob in Wirklichkeit auch diese

ersten Scheidungen nur »Differenzirungen« oder »echte Segmente« gewesen seien. Im Allgemeinen neigt er schließlich dazu, sich dafür zu erklären, dass die Tunicaten »pseudosegmentale« Geschöpfe seien, und diese »Pseudosegmentation« wird als »unvollständige Theilung« definiert (p. 587), und darum auch mit der »Knospenbildung unsegmentirter Thiere Ähnlichkeit haben müssen«. Der ganze Absatz, in dem diese Auffassung auszudrücken gesucht wird, ist aber recht widerspruchsvoll und beweist wiederum, mit welchen Schwierigkeiten man zu kämpfen hat, will man definiren, was morphologisch ein Segment sei. Ich halte es darum für gerathen, die Sache nicht weiter zu verfolgen.

Im Schlusskapitel beschäftigt sich Dr. SEELIGER nun damit, herauszubringen, in welchem genealogischen Verhältnisse die Tunicaten zu den anderen Thierclassen ständen. Dabei zeigt es sich nun, dass er sie weder für Mollusken oder Molluscoiden hält, noch dass er in ihnen mit KOWALEVSKY und KUPFFER resp. HAECKEL und GEGENBAUR Vorfahren der Wirbelthiere erblicken will. Er kommt dann auf den Widerspruch K. E. v. BAER'S zu sprechen, der darin gipfelte, dass BAER behauptete, »nach dem gewöhnlichen Raisonement ist das, was sich sehr früh in der Entwicklung zeigt, das Erbtheil von den frühesten Ahnen. Danach müssten die Ascidien von den Wirbelthieren abstammen und nicht umgekehrt« (BAER, Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere? p. 7) und fügt hinzu: »Dies scheint für Dohrn der Ausgangspunkt in seiner bekannten Abhandlung »Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels« gewesen zu sein, in welcher die Tunicaten und der Amphioxus als degenerirte Wirbelthiere betrachtet werden.« Bei aufmerksamem Lesen meiner Schrift wird Dr. SEELIGER finden, dass meine Auffassung über die Ascidien beträchtlich älter war, als die Bemerkung BAER'S, und auf ganz anderen, sehr viel tiefer liegenden Ausgangspunkten beruhte, nämlich auf principiell verschiedener Auffassungsweise der phylogenetischen Probleme und der Art, ihre Lösung zu erarbeiten, zu der mich, wie ich schon oft betont habe, die Bearbeitung der »Krebstgeschichte« brachte. Und darum hat auch Dr. SEELIGER nicht Recht, wenn er sagt: »denn auf die Ähnlichkeit der Embryonalentwicklung gründet sich die von Dohrn vertretene Degenerationshypothese«. Auf diese zuerst von KOWALEVSKY betonte Ähnlichkeit gründete sich die Auffassung, dass die Tunicaten mit *Amphioxus* in irgend welchen genealogischen Beziehungen ständen, aber die Degenerationshypothese gründet sich zum Theil auf sehr viel allgemeinere Anschauungen, die ich freilich nicht geneigt bin, an dieser Stelle weiter zu entwickeln.

Wohl aber will ich Herrn Dr. SEELIGER sehr gern auf das Gebiet einer Discussion folgen, die er mit den Worten einleitet (p. 591):

»Wenn es nach den vorhergegangenen Auseinandersetzungen schon ganz sicher wäre, dass die Tunicaten wirklich direct aus einer solchen Stammform [nämlich die »dreigliedrige, aus Kopf und zwei Rumpfsegmenten zusammengesetzte, die außerordentlich einfach organisirt noch nicht viel über die Gastracaform hinausgekommen war«] abzuleiten sind, so wäre es eigentlich dadurch schon bewiesen, dass sie unmöglich von Amphioxus und den niedersten Wirbelthieren durch Rückbildung entstanden sein können. Es soll aber hier noch die Grundlage dieser Degenerationshypothese selbst geprüft werden, damit es sich erweise, dass die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht so klar und deutlich für eine Vertebratenabstammung sprechen, wie man von gewisser Seite gern anzunehmen geneigt ist.«

Diese »gewisse Seite« ist natürlich Niemand anders, als der Verfasser dieser Studien, dem freilich in den letzten zwei Jahren, seit Veröffentlichung eben dieser Studien, eine beträchtliche Anzahl anderer Zoologen beizustimmen beginnen. Indess, da sein eigener Standpunkt noch lange nicht in aller Vollständigkeit dem wissenschaftlichen Publikum vorgelegt worden, so nimmt er einstweilen sehr gern die ausschließliche Verantwortlichkeit für denselben auf sich, und erwartet mit Seelenruhe die nun folgende Kritik des Dr. SEELIGER. Dieselbe beginnt auf p. 591, II.

Dr. SEELIGER findet schon in dem Verlauf der Furchung und in der Lagerung der Furchungsderivate allerhand Unterschiede, und sagt: »dies beweist zur Genüge, dass die ungleichmüssigen Furchungserscheinungen in beiden Füllen ganz verschiedenen Ursprungs sind«. Ich bin etwas in Verlegenheit, wie ich diesen Satz verstehen soll. Welcher Ursprung wird gemeint? Materieller? Ursächlicher? Dann heißt es etwas später:

»In beiden Fällen erfolgt der Verschluss des Gastrulamundes, der ursprünglich den ganzen Rücken einnimmt, von vorn nach hinten zu: die Bildung des Nervenrohres beginnt hinten und schreitet nach vorn vor: die dorsalen, unter dem Nervenrohre liegenden Entodermzellen lösen sich aus dem Verbande der den Darmtractus bildenden Elemente und entwickeln sich zu dem als Chorda bezeichneten Stützorgane. Zu beiden Seiten desselben entwickelt sich eine einzellige Schicht von Muskeln. Damit ist die Aufzählung der Übereinstimmungen erschöpft, und es wird nun zu prüfen sein, in wie weit dieselben zur Annahme einer inneren Verwandtschaft von Tunicaten und Vertebraten berechtigen.«

Damit sind also nicht bloß ich, der die Degenerationshypothese aufgestellt hat, sondern KOWALEVSKY, KUPFFER, HAECKEL, GEGENBAUR, BALFOUR und Alle, welche in den Tunicaten Blutsverwandte der Vertebraten sahen, abgewiesen. Und damit das noch klarer werde, setzt Dr. SEELIGER hinzu:

*»Ich will nun gleich im Voraus bemerken, dass die Übereinstimmung sich nur auf sehr frühe Entwicklungsstadien bezieht, wenn die junge Amphioxuslarve noch nicht den typischen Vertebratenbau, der Ascidienembryo noch nicht den Typus eines Tunicaten zeigt.«*

Nun werden Abweichungen in der Bildung der Chorda, des Mesoblast, der histologischen Differenzirung der aus letzterem stammenden Muskelzellen angeführt, wobei sich denn zeigt, dass die alte Frage: was war eher, der Eichbaum oder die Eichel? in neuer Gestalt sich Dr. SEELIGER präsentirt. Denn da weder die Chorda noch die Muskeln des *Amphioxus* und der Tunicaten im erwachsenen Zustande sich gleichen, so kann man annehmen, dass diese Unterschiede schon in ihre ersten ontogenetischen Entwicklungsstadien zurückgreifen, — oder man kann sagen: da die ersten Entwicklungsstadien Unterschiede aufweisen, können die fertigen Bildungen nicht auf einander bezogen werden. Die meisten Morphologen waren bisher der ersten Meinung, Dr. SEELIGER ist der zweiten.

Da kommt nun aber p. 594 ein sehr merkwürdiger Satz zum Vorschein.

*»Homolog ist in beiden Fällen offenbar das Nervensystem, das in der That auch eine sehr bedeutende Ähnlichkeit der Entwicklungsweise zeigt. Hatschek hat außer dem Auge ein wenig hinter demselben, im fünften Metamer einen zweiten Pigmentfleck im Nervenrohr des embryonalen Amphioxus entdeckt, und es ist vielleicht möglich, dass diese beiden Gebilde dem Auge und Otolith des Ascidienembryo homolog sind. Von den gleich benannten Sinnesorganen der Vertebraten sind aber diese durchaus verschieden.«*

Diese letztere Versicherung wird man natürlich für das nehmen, was sie werth ist, — aber wie das Nervensystem der Tunicaten und des *Amphioxus*, sogar ihr Auge und Otolith homolog sein sollen, wenn eben erst gesagt ward, die Übereinstimmung — also doch die auf Homologien gerichtete — höre auf, noch ehe die *Amphioxus*-Larve den typischen Vertebratenbau, der Ascidienembryo den Typus eines Tunicaten besitze, bleibt eben so unerfindlich, wie dass sich eine solche Behauptung mit der folgenden reimen lässt:

*»Die Mesodermstreifen und die Chorda der Ascidien aber dürften*

*mit dem Mesoblast und der Chorda des Amphioxus keinen gemeinsamen Ursprung haben und demnach auch nicht homolog sein.*«

Wenn Homologie Blutsverwandschaft bedeutet, so ergäbe sich die Folgerung, die Ascidien und der *Amphioxus* hätten zwar eine gemeinsame Vorfahrenlinie bis zur Zeit, wo sie das Centralnervensystem, Auge und Ohr entwickelten, besaßen, diese gemeinsamen Vorfahren aber wären ohne Mesoblast und Chorda geblieben. Dann aber wäre zu fragen, wie sich diese merkwürdigen Geschöpfe damaliger Zeit bewegten? Muskeln besaßen sie nicht, — denn ohne Mesoblast konnten sie keine haben. — natürlich brauchten sie auch keine Chorda. Was sie aber mit dem Nervensystem, Auge und Ohr anfangen, wenn sie sich nicht bewegten, und durch welche Einflüsse sich ihr Ectoderm in so merkwürdiger Weise zu einem Nervenrohr umbildete, um daraus ein mehr oder weniger überflüssiges Organ hervorgehen zu lassen, das erfahren wir leider nicht.

Nachdem Dr. SEELIGER dann noch die schon oben auf p. 403 erwähnte und widerlegte Argumentation gegen meine Hypothese über die Afterbildung und die Beziehungen des postanaln Darmes gerichtet hat, fährt er fort:

»So kehren wir denn zu unserer dreigliedrigen Stammform zurück, bei welcher noch nicht Kopf und erstes Rumpfsegment zu dem einheitlichen Abschnitte verbunden waren, aus welchem sich der eigentliche Tunicatenleib ausbildet.« Es werden ihm indess nun auch die drei Segmente zu viel, und er geht auf eine zweigliedrige Urform zurück, die schließlich als die den Tunicaten und *Amphioxus* gemeinsame anerkannt wird.

»Demnach wäre also der Vorderleib der Tunicaten auf zwei Segmente zurückzuführen, aus welchen von der gemeinsamen Stammform aus nach einer anderen Richtung der phylogenetischen Entwicklung der Kopf — wofern dieser in der That nur e i n e m Segmente entspricht, — [also doch noch Zweifel!] — und das erste Ursegment des *Amphioxus* entstanden sind. Der Larvenschwanz ist dem zweiten Ursegment desselben zu vergleichen und die weiteren Leibesabschnitte des *Amphioxus* finden im Tunicatenstamme kein Homologon.«

Es muss Dr. SEELIGER überlassen bleiben, sich mit Prof. HAECKEL darüber zu verständigen, worin nun eigentlich die Zusammenhänge zwischen Tunicaten, *Amphioxus* und Wirbelthieren zu suchen seien, und auf welchem Wege man dazu gelangen könne, sie zu entdecken. Denn wenn die auf p. 409 erwähnte Behauptung HAECKEL'S, dass *Amphioxus* das einzige, noch im Besitze einer wirklichen Gastrularlarve

befindliche Wirbelthier sei, zusammen mit der Versicherung, die Entwicklung des *Amphioxus* sei rein palingenetisch, uns hier hauptsächlich beschäftigen, so muss es doch sehr wichtig sein, irgend einen entscheidenden Charakter zu kennen, der uns darüber beruhigt, dass die Vorfahren des *Amphioxus* nicht auch plötzlich als drei- oder zweisegmentale Geschöpfe anfangen, ihren eigenen Weg zu gehen, und diese ganze jahrzehntelange Debatte über die Beziehungen der Wirbelthiere zu *Amphioxus* gleichfalls zu einem bloßen Schattenspiele herabgedrückt wird. Wir haben es ja schon einmal erlebt, dass *Amphioxus* die Wirbelthierverwandtschaft abgesprochen ward, als Prof. SEMPER auf Grund seiner Entdeckung der Segmentaltrichter bei Haifisch-Embryonen die Annelidenverwandtschaft in den Vordergrund zog, die Ascidien-*Amphioxus*-Vorfahrenschaft aber ablehnte, — und so könnte es ja sein, dass nach Kriterien, wie Dr. SEELIGER sie zur Beurtheilung der Tunicaten anwendet, *Amphioxus* noch einmal seiner gesammten Vertebratenansprüche verlustig ginge: indess würde das natürlich die Frage nach seiner palingenetischen Entwicklungsweise durchaus jeden Interesses berauben, das eben gerade in dem Umstande ruht, in *Amphioxus* ein Wirbelthier vor sich zu sehen.

Man muss also wohl annehmen, dass Prof. HAECKEL die Wege des Dr. SEELIGER nicht für die richtigen hält, und dass er in der That den *Amphioxus* nach wie vor für ein Wirbelthier nimmt.

Dann aber bleibt die Frage bestehen, worin der palingenetische Charakter seiner Entwicklungsweise erblickt wird, und welche Kriterien Prof. HAECKEL angewendet hat, um eine so wichtige Behauptung hinstellen zu können. Und diese Frage wird um so dringender und ihre Beantwortung um so wichtiger, als es sich wohl nicht bloß um den, wenn auch noch so interessanten Einzelfall des *Amphioxus*, als vielmehr um die gesammte Grundlage der phylogenetischen Forschungsmethoden handelt.

Denn es ist doch nicht damit so sehr viel gewonnen, dass man im Allgemeinen gewisse Maximen hinstellt, ihnen einen griechischen Terminus technicus giebt, und sie dann sich selbst überlässt. Was ist schließlich palingenetisch, was ist cänogenetisch? Wo haben wir uns die näheren Bestimmungen zu suchen, die uns zu einem einigermaßen zuverlässigen Urtheil hierüber führen? Sind diese beiden Kategorien nicht in allerhöchsten Maße relativ? Ist nicht jeder embryonale Charakter sowohl palingenetisch wie cänogenetisch, je nachdem man verschiedene Punkte ins Auge fasst, von welchen die zu stabilirende Phylogenese ausgehen soll? Von der wie viel Millionsten Generation an gerechnet erscheint ein Charakter palingenetisch resp. cänogenetisch? Darüber

mtsstes man doch irgend welches Einverständnis besitzen, ehe man sich in die Debatte einlässt. Ich könnte behaupten, die Entwicklung der unpaaren Flosse sei ein cänogenetisches Ereignis, wenn ich die Vorfahren der Fische ins Auge fasse, welche — meiner Hypothese zufolge — jederseits einzelne segmentale Anhänge besaßen, die den Parapodien der heutigen Anneliden ähnlich sahen, und aus deren Verschmelzung sowohl dorsal wie ventral die unpaare Flosse hervorging. Cänogenetisch wäre ihre Entwicklungsweise nämlich darin, dass sie zuerst als unpaarer Kiel entsteht, ehe noch irgend welche Musculatur in ihr auftritt. Der Kiel muss nothwendigerweise phylogenetisch später gebildet worden sein, als die Muskeln, denn die Muskeln waren — immer zufolge meiner Hypothese — da, als die segmental getrennten Anhänge bestanden, und der Kiel konnte damals nicht bestehen, weil dorsal das Medullarrohr noch offen war resp. ventral der postanale Darmabschnitt noch fungirte. Wenn wir aber bei den höheren Wirbelthieren in ihrer embryonalen Entwicklung irgend wo eine Spur der unpaaren Flosse wahrnehmen, so würden wir sie sicher als palingenetischen Charakter auffassen, als einen Rest ihrer Fischvorfahren, nicht als einen besonderen Erwerb irgend eines Reptiles oder Vogels.

Was ist also nun palin-, was cänogenetisch an sich? Offenbar nichts, — Alles ist nur cäno- oder palingenetisch im Hinblick auf einen relativen genealogischen Anfangspunkt.

Wie können wir aber nun feststellen, was cäno-, was palingenetisch sei, wenn es sich um ein Geschöpf wie *Amphioxus* handelt? Wo ist sein Anfangspunkt? Auf was für Geschöpfe kann man den *Amphioxus* reduciren, wenn man ihn nicht als degenerirten Fisch behandelt? Wer hat davon die geringste Vorstellung? Auf Tunicaten? Da wäre dann eben zu betonen, dass die Verwandtschaft mit den Tunicaten nach Dr. SEELIGER sich auf die zwei vordersten Segmente beschränken soll, — was allerdings eben so problematisch wie merkwürdig wäre, weil dabei der Schwanz nicht mit rechnet. Erinnern wir uns aber, was GEGENBAUR über die morphologischen Beziehungen zwischen Tunicaten, *Amphioxus* und Vertebraten sagt (cf. VIII. Studie, p. 72), so wird ja auch der Schwanz mit eingerechnet, — nur die Metamerie fehlte und ließ nicht zu, *Amphioxus* mit den Tunicaten in eine Ordnung einzuschließen. Aber weder die SEELIGER'sche noch die GEGENBAUR'sche Auffassung scheint den geringsten Anhalt für eine Beurtheilung der Organisation und Structur der Vorfahren des *Amphioxus* zu bieten, — wie sollen wir also beurtheilen, was in seiner ontogenetischen Entwicklung palin-, was cänogenetisch sei? Prof. HAECKEL aber weiß sogar, dass die Ansicht, *Amphioxus* sei

durch Degeneration aus den Fischen hervorgegangen, in des *Amphioxus* palingenetischer Keimesgeschichte keine Spur von Begründung findet!

In der VIII. Studie habe ich den Nachweis zu liefern gesucht, dass die Hypobranchialrinne auf die Thyreoidea zurückbezogen werden muss, habe es wahrscheinlich gemacht, dass die Thyreoidea einer unpaar gewordenen Kieme gleichzusetzen ist, habe die Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* mit der Wimperrinne der Tunicaten und der Pseudobranchie der Fische homologisirt und dadurch den ersten positiven Anhalt für eine Reduction der Tunicaten und des *Amphioxus* auf Fischvorfahren gewonnen. Ich habe ferner in der vorliegenden Studie die Wimperschnüre der Ascidien auf ähnliche Structures des *Petromyzon* zurückgeführt und dadurch noch weitere Anhaltspunkte für die Deutung des anscheinend so sehr verschiedenen Kiemenapparates der Tunicaten gewonnen. Ich habe schließlich die unpaare Flosse als Argument gebraucht, um die Ascidien, den *Amphioxus* und alle Fische von Vorfahren herzuleiten, welche nach Art der Anneliden dorsal und ventral paarige Anhänge besaßen, durch deren Umwandlung der Grund zu den paarigen wie unpaaren Flossen der Vertebraten gelegt ward.

Auf solchem Boden stehend darf ich wohl versuchen, auch über den palin- resp. cänogenetischen Charakter der *Amphioxus*-Entwicklung mich auszusprechen, — denn ich habe annähernd Vorstellungen davon, wie diese *Amphioxus*-Vorfahren aussehen mussten. Ich frage nun:

- 1) ist die Abwesenheit der paarigen Gliedmaßen cäno- oder palinogenetisch?
- 2) ist die Abwesenheit jeder Spur einer Wirbelsäule, eines Cranium, cäno- oder palinogenetisch?
- 3) ist das Fehlen der Augen, der Nase, der Gehörblasen, der Seitenlinie cäno- oder palinogenetisch?
- 4) ist das Fehlen der Segmentaltrichter mit all ihren Complicationen cäno- oder palinogenetisch?
- 5) ist die Abwesenheit einer Gehirndifferenzirung cäno- oder palinogenetisch?

Nach meinem eben dargelegten Standpunkte müssen alle diese Mängel der Structur und Organisation des *Amphioxus* auf »Anpassungen an geringere Existenzsphäre« — so würde wohl der herkömmliche Ausdruck lauten — aufgefasst, das Nichtwiederholtwerden aller dieser Organe in ihrer Entwicklung aber als cänogenetisch bezeichnet werden.

Ich will aber noch weitere Fragen thun :

- 6) ist die Ausbildung der zahllosen Kiemenspalten cäno- oder palingenetisch ?
- 7) ist die Hypobranchialrinne in ihrer jetzigen Gestalt cäno- oder palingenetisch ?
- 8) sind die seitlichen Bauchfalten cäno- oder palingenetisch ?

Von meinem Standpunkte aus sehe ich in der Bildung des Kiemenapparates eine Umbildung der ursprünglichen Fischkiemenbildung und nehme an, dass die Verwachsung der einander gegenüber liegenden Kiemenblättchen bei cyclostomenartigen Thieren den ersten Anstoß zur Bildung der Kiemenkörbe der Tunicaten und des *Amphioxus* gab : so weit also in der Entwicklung des letzteren einzelne Kiemenspalten angelegt werden, die mit dem Ectoderm verschmelzen und sich nach außen öffnen, so weit haben wir es mit annähernd palingenetischen, nämlich auf das Geschehen bei Fischvorfahren rückbezüglichen Vorgängen zu thun : so weit aber die massenhafte Vermehrung der Spalten und die Ausbildung des Skeletts in Frage tritt, so möchte sich die Wagschale wohl auf die cänogenetische Seite neigen.

Was die Hypobranchialrinne anlangt, so ergibt sich ihr palingenetischer Charakter als überhaupt vorhandenes, ihr cänogenetischer als in dieser Structur bestehendes und angelegtes Organ.

Die seitlichen Falten will ich nur darum hier erwähnen, weil sie von verschiedenen Seiten mit der Gliedmaßenfalte der Selachier confundirt worden sind, mit der sie indess gar nichts gemein haben. Es ist viel wahrscheinlicher, in ihnen einen Peribranchialraum wie bei den Ascidien zu erblicken, der in letzter Instanz mit den äußeren Kiemeinstülpungen zu thun hat; wenn das richtig ist, — was ich dahingestellt sein lasse — so sind diese Falten gleichfalls cänogenetisch in ihrer heutigen Gestalt, palingenetisch in ihrem Bestande als ursprüngliche äußere Kiemeinstülpungen.

Was bleibt nun aber für Prof. HAECKEL's zuversichtliche Behauptung übrig? Vor allen Dingen die Wimperlarve! Eine Larve, die rund herum wimpert und nur aus zwei Zellschichten besteht, die darf man wohl — so scheint es — ohne Weiteres als *Gastraea* bezeichnen. Dafür spricht auch die »einfache« Furchung! Hier sind die Ectodermballen, hier die Entodermballen, davon spalten sich ein Paar als Mesodermballen ab, — — den die Entwicklung fälschenden Nahrungsdotter besitzt *Amphioxus* nicht — — nachher die einfache weitere Differenzirung aller Organe, — das muss palingenetisch sein!

Es könnte nur dann palingenetisch sein, wenn die Fische auch der-

artige Bildungen hätten. Nun ist ja in der That Ectoderm, Entoderm und Mesoderm auch bei Fischen allmählich unterscheidbar, aber doch nicht zu so früher Zeit. Auch erscheint es nicht so scharf in Ballen begrenzt. Von einer Larve ist freilich keine Rede, und die weiteren ontogenetischen Prozesse sind viel complicirter. Wir müssen also entweder annehmen, dass die Entwicklung der Selachier, Teleostier, Ganoiden, Cyclostomen etc. bis zu der Zeit, wo die *Amphioxus*-Vorfahren noch Fischgestalt besaßen, wie bei *Amphioxus* mit wenigen großen Furchungsbällen und einer Wimperlarve verlief, nachträglich aber diese Eigentümlichkeiten verlor, die nur dem *Amphioxus* verblieb, während jene sämtlich Nahrungsdotter gewannen, — oder aber: die Entwicklungsweise des *Amphioxus* vollzog sich früher auf dem Wege der heutigen Fischentwicklung (mit geringen Modificationen, die dann auch den damaligen Fischvorfahren zugesprochen werden müssen) und seine heutige Entwicklung, vor Allem auch seine Larve, sind cänogenetisch.

Blicken wir nun auf die Entwicklung der Selachier, Teleostier, Ganoiden und Cyclostomen, so wird uns eine Erscheinung deutlich: dass nämlich die ersteren am vollendetsten aus dem Eie schlüpfen, Teleostier und Ganoiden noch beträchtlichen Nahrungsdotter besitzen, wenn sie herumzuschwimmen anfangen, und in all ihren Organen unfertiger sind, die Cyclostomen aber geradezu als Dotterkugel mit einem kleinen Anfang zur Embryonalentwicklung das Chorion sprengen und schon anfangen zu fressen, ehe sie noch einen fertigen Darm besitzen, dessen hintere Wandung noch gänzlich von primitiven, dottererfüllten Embryonalzellen gebildet wird.

Wiederum ließe sich dieser Unterschied so verstehen, dass die Cyclostomen als ursprünglichste noch nicht zur Ausbildung eines Nahrungsdottersackes gekommen: und da ließe sich denkbar machen, dass sie eben erst ihre larvalen Stadien verloren haben. Indess eine umgekehrte Erwägung lässt begreiflich erscheinen, dass je früher ein Embryo zum selbständigen Ernähren gelangt, um so geringer das Quantum des Nahrungsdotters zu sein braucht, das er noch mitzubekommen hat. Und wenn es ihm gelingt, eine gesicherte Existenzweise zu gewinnen. so mag er mit Erfolg den scheinbaren Nachtheil verwinden, von der Mutter mit geringeren Vorräthen ausgestattet zu werden. Doch gelingt es uns wohl nicht, hier abzuwägen, was vortheilhaft, was nachtheilig ist: wir müssen uns darauf beschränken, die Möglichkeiten einzusehen. Lassen wir nun aber zu, dass die Laufbahn, auf der die Petromyzonembryonen sich befinden, noch weiter geht, nun so können wir auch zum Platzen des Chorions und Freiwerden des Embryo gelangen, ehe noch irgend

ein Organ angelegt ist, der Embryo vielmehr nur aus einer doppelten Zellschicht besteht. Diese, ins freie Meer gebracht, vermag dann wohl, wie es oft geschieht, Wimperbewegung erst zu erwerben und als interpolirtes Wimperlarvenstadium den Schein der Ursprünglichkeit anzunehmen.

Ich sage den Schein der Ursprünglichkeit. Denn welche Wahrscheinlichkeit hat es für uns, zu behaupten, Wimperlarven seien ursprünglicher als andere? Wenn wir uns über die Ursprünglichkeit der Tunicaten, des *Amphioxus*, der Cyclostomen so gründlich täuschen konnten, — wo haben wir denn eine Sicherheit, ursprüngliche Geschöpfe, ursprüngliche Entwicklungsmodi zu besitzen? Dass es einmal kleine, aus 2—3 Segmenten bestehende primitive Geschöpfe gegeben haben mag, kann Jeder glauben, wie er Lust hat, — aber dass die hentigen Larven, sei es nun ein Nauplius, eine Trochosphaera, ein Pluteus, Tornaria oder *Amphioxus*-Gastrula just eine solche primitive Larve recapituliren, das ist eine Annahme, die durchaus in der Luft schwebt. Erst möge man die phylogenetischen Linien der complicirtesten Geschöpfe so weit rückwärts verfolgen als es geht: je complicirter der Organismus, um so zahlreicher sind die Angriffspunkte, mittels deren die Functionswechsel zu verfolgen sind, also die Organe auf einfachere, gleichmäßigere Structuren reducirt werden. Erst wenn auf diesem Wege eine phylogenetische Linie factisch ermittelt sein wird, kann sie dazu benutzt werden, Beurtheilungsmomente für die mehr oder weniger cäno- oder palingenetischen Elemente ihrer embryonalen Entwicklungsmodi zu gewinnen: und erst aus vielen derartigen Fällen werden wir im Stande sein, Kategorien und Analogien zu bilden, nach denen wir in den Stand gesetzt würden, nun auch solche ontogenetische Entwicklungen zu beurtheilen, die uns keine Anhaltspunkte in ihrer organogenetischen Ableitung geben. Solche Gruppen sind vor Allem die Wirbelthiere, die Insecten, die Krebse, vielleicht die Echinodermen und die Cephalopoden, — möge man im Interesse der methodischen Phylogenie an diesen zunächst die Maximen zu gewinnen trachten, ohne welche alles phylogenetische Arbeiten leeres Spielen mit Vermuthungen bleibt, und möge man vor allen Dingen aufgeben, aus der Stellung des Blastoporus, der ersten Nervendifferenzirungen, der Gruppierung der Furchungsballen, der Segmentgrenzen etc. die Grenzlinien feststellen zu wollen, welche die einzelnen Thiergruppen genealogisch trennen. Auch die Sprachwissenschaft, in der Phylogenie ungleich bewanderter als die Zoologie, gelangt nicht anders als auf dem hier angedeuteten Wege zu ihren Sprachgenealogien, — und nichts kann lehrreicher sein als der Irrthum JACOB GRIMM's, der in den Märchen

einen indogermanischen Urschatz sah, welcher allen Gliedern dieser Sprachfamilie palingenetisch zukäme, während die spätere Forschung bewies, dass sie aus den arabischen Märcen durch Einwanderung in die modernen Sprachen gelangt seien.

Ich finde mich in der Betonung der Nothwendigkeit, die Phylogenie auf die Erforschung der genealogischen Geschichte aller einzelnen Organe einer Thiergruppe zu gründen, auch zu meiner Freude in Übereinstimmung mit dem Verfasser der neuesten »Theorie der Abstammungslehre«, NAEGELI, welcher p. 461 seines Buches sagt:

*»Ich hebe noch einmal ausdrücklich hervor, dass nach meiner Ansicht die Bedeutung einer jeden vererbten, physiologischen oder morphologischen Erscheinung im Bauplane des ganzen Pflanzenreiches nur auf dem phylogenetischen Wege erforscht werden kann, und ich wiederhole dies, um bei der Besprechung der anderen Aufgabe, nämlich der systematischen Bedeutung der einzelnen Pflanzensippen, nicht missverstanden zu werden. So leicht verhältnismäßig der phylogenetische Nachweis bezüglich der einzelnen Theilerscheinungen einer Ontogenie gelingt, so schwer oder unausführbar ist meistens der phylogenetische Nachweis für die ganze Ontogenie, und also auch für die Sippe. Man schlägt gewöhnlich das umgekehrte Verfahren von demjenigen ein, das man nach meiner Ansicht anwenden sollte. Man beschäftigt sich nämlich viel mit der Abstammung der Pflanzensippen, aber nicht mit der Herleitung der einzelnen Organe und Theile der Pflanzen, und doch muss diese vorausgehen und den Boden für jene bereiten. Um die phylogenetische Bedeutung jeder einzelnen Theilerscheinung der Ontogenie zu bestimmen, kann man dieselbe überall, wo sie vorkommt, benutzen. Um die phylogenetische Bedeutung der ganzen Ontogenie, also der Sippe, festzustellen, muss eine Reihe von Sippen gefunden werden, in der alle Einzelercheinungen von einander abstammen, was sehr selten möglich ist.«*

Diese Kritik hält eben so Stich gegenüber den bisherigen phylogenetischen Tendenzen in der Zoologie; — möge sie beherzigt werden!

## X. Zur Phylogenese des Wirbelthierauges.

Ich will mich nun zur Besprechung eines Capitels der Wirbelthierphylogenie wenden, das zu den allerinteressantesten gehört und zugleich am wenigsten eingehend bisher behandelt, ja erst seit Kurzem in der Fragestellung eine besondere Berücksichtigung gefunden hat. Und da ich eben erst von *Amphioxus* und Tunicaten gesprochen, so will ich das

Folgende anknüpfen an eine Betrachtung meines Freundes Prof. LANKESTER in dessen bekannter Schrift »Degeneration« p. 47.

Dort liest man:

*»Before saying anything further on the subject of degeneration, it seems desirable once more to direct attention to the myelonic or cerebral eye which the Ascidian tadpole possesses in common with all Vertebrates. All other animals which have eyes develop the retina or sensitive part of the eye from their outer skin. It is easy to understand, that an organ which is to be affected by the light should form on the surface of the body where the light falls. It has long been known as a very puzzling and unaccountable peculiarity of Vertebrates, that the retina or sensitive part of the eye grows out in the embryo as a bud or vesicle of the brain, and thus forms deeply below the surface and away from the light. The Ascidian tadpole helps us to understand this, for it is perfectly transparent and has its eye actually inside its brain. The light passes through the transparent tissues and acts on the pigmented eye, lying deeply in the brain. We are thus led to the conclusion — and I believe this inference to be now for the first time put into so many words — that the original Vertebrate must have been a transparent animal, and had an eye or pair of eyes inside its brain, like that of the Ascidian tadpole. As the tissues of this ancestral Vertebrate grew denser and more opaque, the eye-bearing part of the brain was forced by natural selection to grow outwards towards the surface, in order that it might still be in a position to receive the influence of the sun's rays. Thus the very peculiar mode of development of the Vertebrate eye from two parts, a brain-vesicle and a skin-vesicle, is accounted for.«*

Diese Hypothese LANKESTER's müsste, wenn sie richtig wäre, uns wieder in erneute Abhängigkeit von der »bekannten« Descendenzreihe Tunicaten-*Amphioxus*-Cyclostomen-Fische bringen, sie würde ein unübersteigliches Hindernis für die Degenerationshypothese werden, die ich vertheidige. Es ist also begreiflich, dass ich in etwas ausführlicherer Weise den Standpunkt darlege, den ich in dieser Frage einnehme. Ich bin dazu um so mehr gedrängt, als von verschiedenen Seiten das Problem der phylogenetischen Entwicklung des Wirbelthierauges berührt und Hypothesen geäußert werden, die meiner Meinung nach nicht diejenige Reife und Durcharbeitung erfahren haben, die dieses vielleicht interessanteste und verwickelteste phylogenetische Problem der ganzen Wirbelthierorganisation verlangt.

Als unbezweifelbare Thatsache steht vor uns die Entwicklung eines Sehorgans im inneren Hohlraum des sog. Ganglions der Tunicaten.

Die von mir vertretene Auffassung der Tunicaten-Abstammung zwingt dazu, dies Auge entweder als eine völlige Neubildung anzusehen, oder aber nachzuweisen, wie es aus dem Wirbelthierauge hat hervorgehen können. Die erstere Hypothese lässt sich schwer mit dem Princip des Functionswechsels in Einklang bringen, dessen stricte Anwendung und weitere Ausbildung meiner Meinung nach in dem Labyrinth der phylogenetischen Speculation am ehesten Aussicht auf definitive Lösungen gewährt, — so müssen wir also von vorn herein die zweite als die das wirkliche Problem enthaltende hier der Erörterung unterwerfen.

Aber um den phylogenetischen Weg der Umformung des paarigen und hochdifferenzirten Wirbelthierauges zu dem unpaaren und anscheinend sehr primitiven Sehorgans der Tunicaten zu finden, müssen wir zunächst das noch um Vieles schwierigere Problem ins Auge fassen, wie das typische, paarige Sehorgan der Vertebraten selbst phylogenetisch zu verstehen ist, — und dabei werden wir Wege einschlagen müssen, die so complicirt sind, dass ich mir gleich von vorn herein vorbehalten will, genauere Darlegungen erst allmählich zu liefern, hier aber die Hypothese nur in ihren Grundlinien darzulegen.

Will man sich ein Bild davon machen, mit welchen Widersprüchen gegenwärtig die Morphologie und Phylogenie des Wirbelthierauges behaftet ist, so mag man folgende zwei Citate lesen :

Im Grundriss der vergl. Anatomie, II. Aufl. 1878, sagt GEGENBAUR (p. 540) : »*Wie Olfactorius und Opticus keinen einzigen der für die Spinalnerven aufgeführten Charaktere erkennen lassen, sind sie auch nicht auf Metameren beziehbar. Sie gehören auch jenem Theile des Craniums zu, der nicht aus Concresecenz von Wirbelsegmenten ableitbar ist, und dürften jenen Nerven entsprechen, die wir bei Wirbellosen zu den gleichen Organen gehen sehen.*«

Nur vier Jahre später sagt WIEDERSHEIM im Lehrb. der vergl. Anatomie der Wirbelthiere, I, p. 331 :

»*Früher glaubte man, die Riech-, Seh- und Hörnerven als spezifische Sinnesnerven den übrigen Hirnnerven scharf gegenüber stellen zu müssen, eine Ansicht, von der man für den N. acusticus zurückkam, sobald man dessen nach Art eines Spinalnerven vor sich gehende Entwicklung kennen gelernt hatte. So blieben also nur noch der Olfactorius und Opticus in ihrer Sonderstellung übrig, aber Alles weist darauf hin, dass auch sie, vom genetischen Standpunkte aus, dem Acusticus und dadurch den übrigen Hirnnerven angeschlossen werden können, d. h. dass auch sie sich nach Art der Spinalnerven entwickeln.*«

Für den Olfactorius wird dann auf die bekannte Arbeit MARSHALL'S

verwiesen, für den Opticus, bei Anerkennung seiner Entwicklung aus einem Hirntheil, doch angenommen, — auf Untersuchungen und Angaben von KÖLLIKER gestützt, — dass die eigentlichen Fasern des Opticus nach Art der Spinalnerven sich erst secundär in das Gerüst von Stützzellen, zu dem die primäre Opticusbahn herabsinkt, hineinbegeben.

Aber die Hypothesen wachsen heut zu Tage rasch, — vielleicht etwas zu rasch. Kaum streitet man sich mit mehr oder weniger Recht darüber, ob Olfactorius und Opticus sich nach dem Typus der Spinalnerven entwickeln, so wird von verschiedenen Seiten zu gleicher Zeit behauptet, die wichtigsten der Hirnnerven, Trigemini, Facialis, Vagus, seien überhaupt nicht mit den Spinalnerven zu vergleichen. Schon in dem Nachtrage zur VIII. Studie erwähnte ich (p. 87), dass Dr. AHLBORN in seinem Aufsatz über Segmentation des Wirbelthierkörpers (Zeitschr. f. w. Zool. XL) diese Anschauung vertritt und zugleich dabei den Opticus »näher an die übrigen sensiblen Nerven heranzubringen« geneigt ist. Seitdem aber sprach sich zunächst Dr. AUGUST FRORIEP (»Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur« Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1885) sehr deutlich auf p. 52 folgendermaßen aus, nachdem er auf den frühzeitigen Zusammenhang der Ganglien des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus mit peripherischen Sinnesorganen (scil. der Seitenlinie resp. der sog. Schleimcanäle) aufmerksam gemacht hat:

» — *Vielleicht die schwerwiegendste der Differenzen [zwischen Vagus und Hypoglossus] scheint mir aber in der Natur der Ganglien gegeben zu sein. In der That, wenn die Ganglien der Visceralbogensnerven, mögen dieselben nun selbständig bleiben, wie die Ganglien des Facialis und Glossopharyngeus, oder wie die des Vagus zu einer größeren Masse verschmolzen sein, in frühen Zuständen nichts Anderes waren als die nervösen Unterlagen peripherischer Sinnesepithelien, später aber, nachdem sie die Oberfläche verlassen, vielleicht lediglich Rudimente jener untergegangenen Organe vorstellen, dann dürfte es doch kaum noch statthaft erscheinen, diese Nervenknotten einfach homolog mit Spinalganglien zu setzen. Thut man das aber nicht mehr, dann füllt damit die Hauptstütze der spinalen Hypothese, wenigstens für die Gruppe der Visceralbogensnerven im engeren Sinne (Acustico-Facialis, Glossopharyngeus und Vago-Accessorius), und man wird sich entschließen müssen, den Begriff*

*des segmentalen Werthes dieser Nerven von der Vorstellung ihrer genetischen Identität mit Spinalnerven zu befreien*<sup>1</sup>.«

<sup>1</sup> Auf die mancherlei interessanten Angaben und Aufstellungen dieser Arbeit einzugehen, wird sich später Gelegenheit finden: immerhin aber möchte ich eine Reihe von Bemerkungen hier bereits aussprechen.

Auf p. 42 deutet der Verfasser einen Gedanken an, den ich eben so wie die Hypothese über die Natur der Nase und der Linse etc. seit Jahren verfolge und durcharbeiten suche, dass nämlich die Gehörblase der Wirbelthiere einer Kiemenspalte gleichzusetzen sei. Im Hinblick auf die VAN WIJHE'schen Angaben, wonach der Hyoidbogen potenziell aus zwei Visceralbogen bestünde, spricht Dr. FRORIEP die Vermuthung aus, die Gehörblase sei die hier postulierte Kiemenspalte. In der VII. Studie habe ich ausführlich die embryologische Nachweise zu geben gesucht, dass in der That zwischen Hyoid und Hyomandibulare eine ausgefallene Kiemenspalte angenommen werden müsse und habe die Schilddrüse als letzten Rest der betreffenden Bildung in Anspruch genommen. Seitdem hat auch VAN BEMMELEN in gewissen Blindsäcken der Spritzlochspalte diese ventralen Kiemenspalte erblicken wollen: Wer nun Recht hat, muss die Zukunft lehren. Als Haupthindernis für die Auffassung der Gehörblase als ehemaliger Kiemeinstülpung sieht FRORIEP die von GEGENBAUR ausgesprochene Anschauung an, es entspräche der Acusticus einem dorsalen Aste, und sei als solcher dem Facialis zugehörig. MARSHALL, VAN WIJHE und BEARD haben sich dieser Anschauung angeschlossen. — FRORIEP meint aber, das Vorkommen von Sinnesorganen an den ventralen Ästen der Visceralbogennerven erleichtere es, auch den Acusticus für einen ventralen Ast zu erklären. Ob dieses Argument nun ausreichend befunden werden möchte, will ich dahingestellt sein lassen: ich bin aber in der Lage im weiteren Verfolg meiner Darstellungen viel stärkere Argumente herbeizuschaffen, welche in der That den Acusticus als einen ventralen Ast und die Gehörblase als eine frühere Kiemenspalte erscheinen lassen. Da ich aber in der Reihenfolge meiner Darlegungen nach bestimmten Gesichtspunkten verfare, so will ich die nähere Darlegung dieser Verhältnisse noch vertagen.

Was fernerhin die von FRORIEP (l. c. p. 43) gemachten Angaben betrifft, oralwärts vom Facialis und dem ihm zugehörigen Organ der ersten Kiemenspalte fänden sich keine Spuren ähnlicher Organe mehr, speciell am Trigeminus seien keine Spuren von Verbindungen mit der Epidermis nachzuweisen, so mag das für die von ihm bearbeiteten Säugethiere zutreffend sein, für die Selachier muss ich es in Abrede stellen und die Gegenüberstellung des Trigeminus und der Gruppe Facialis, Glosso-pharyngeus und Vagus ablehnen. Diese Nerven verhalten sich in der beregten Eigenthümlichkeit gleich. Damit freilich bin ich weit entfernt, zugeben zu wollen, dass sie aus dem Rahmen der Spinalnerven heraustreten, wie AHLBORN, FRORIEP und auch ganz kürzlich BEARD behaupten. Indess kann eine einigermaßen genügende Erörterung dieser Fragen nicht ohne Hereinziehung sehr umfanglicher Argumente stattfinden, — und so möge auch sie vertagt bleiben.

Dagegen möchte ich einem Missverständnisse in einem anderen Gebiete vorbeugen. FRORIEP behauptet nämlich, »die Zungenmusculatur entwickle sich aus einer Gewebsmasse, welche in continuirlichem Zusammenhange mit der Anlage der oberen (vorderen) Extremität stehe«. So weit freilich FRORIEP gegen HIS »den Schlundbogenapparat als einen morphologisch selbständigen Bestandtheil zwischen die Urwirbelleiste und die WOLFF'sche Leiste sich eindrängen« lässt, bin ich durch-

Ohne von der schönen Arbeit FRORIEP'S Kenntniss zu haben, hat BEARD in einer Vorläufigen Mittheilung »On the cranial ganglia and segmental sense organs of fishes« (Zool. Anzeiger, VIII. Jahrg., No. 192, p. 220 ff.) Mittheilungen gemacht, die sich mit den Untersuchungen FRORIEP'S z. Th. decken. BEARD nimmt aus den Beziehungen der Ganglien des Trigemini, Facialis, Acusticus, Glossopharyngens und Vagus zu den sog. Schleimcanälen oder wie er sie, gewiss richtig, nennt, »segmental sense-organs«, Anlass, diese Ganglien in Herkunft und Bedeutung von den einfachen Spinalganglien zu trennen und sagt: sie böten in ihrer Entwicklungsweise »more primitive features« als die Spinalnerven und Ganglien. Ihm ist die Gehörblase, — wie er schon in einer früheren Vorläufigen Mittheilung betonte, — ein umgewandeltes segmental-sense-organ, ja er möchte auch die Nase zu einem solchen stempeln<sup>1</sup>.

aus seiner Meinung. Aber die Musculatur der Zunge steht nur in so fern in continuirlichem Zusammenhange mit der Anlage der oberen Extremität, als ihre Muskeln den Urwirbeln, nicht den Visceralbögen, entstammen. Sie aber direct mit der Extremität in Zusammenhang zu bringen, ist unthunlich, vielmehr entspricht die Zungenmusculatur dem oralen Fortsatz des *M. rectus abdominis*, der die am meisten ventrale Partie des Urwirbel-Muskelsystems ist, und sich erst bildet, wenn die Muskelknospen, welche die Extremitäten versorgen, sich von der ventralen Grenze der Urwirbel abgelöst haben. Dass sie Körpermuskeln, nicht Visceralmuskeln, sind, haben VETTER anatomisch, VAN WIJHE und ich embryologisch bei Selachiern nachgewiesen, der Hypoglossus, der sie innervirt, ist also, wie FRORIEP sehr richtig und in vortrefflicher Weise begründet, ein reiner Spinalnerv. Seine bei Säugethieren gemachte Beobachtung lässt sich sehr leicht auch bei Selachiern verificiren, und durch neue und wichtige Argumente die ganze Frage noch wesentlich vertiefen.

<sup>1</sup> Wie es meist in Vorläufigen Mittheilungen geschieht, weist der Verfasser auch hier auf Folgerungen hin, die nicht ganz genügend begründet werden: er schließt aus der Zahl der segmental sense organs auf die Zahl der Segmente im Wirbelthierkopf. Ich habe schon in der VII. Studie (p. 110 ff.) auf die eigenthümliche Tendenz verwiesen, die Zahl der vermeintlich im Kopf enthaltenen Ursegmente durch bestimmte Kategorien von Organen berechnen zu wollen. Erst waren es die knöchernen Wirbel, dann die knorpligen Visceralbögen, dann die Nerven und die Kopfhöhlen, — jetzt werden die segmentalen Sinnesorgane als Exponenten dieser Zahl angesehen. Indess muss ich auch hier wiederholen: ohne die erschöpfende Behandlung des ganzen Kopfes, ja des ganzen Körpers lässt sich hier nicht durchdringen, — ja im besten Falle wird man überhaupt nur zu einer Minimalzahl gelangen können, und es in gesunder kritischer Vorsicht immer fraglich lassen müssen, ob nicht noch mehr Segmente anzunehmen sind, die keine sicher wahrnehmbare Spuren hinterlassen haben, — Spuren, die wir indess bei fortschreitendem Verständnis doch vielleicht mit Recht wenigstens muthmaßen dürfen. Es kommt ja doch auch nicht darauf an, zu sagen: vier oder acht oder zwölf Segmente sind im Wirbelthierkopfe enthalten, sondern vielmehr darauf, nachzuweisen, auf welche einfachere

Also die Frage, ob Olfactorius und der uns hier interessirende Opticus nach Art der Spinalnerven gebaut und als solche zu begreifen wären, complicirt sich schon, wenn die Unterscheidung FRONIEP'S und BEARD'S zwischen Cranial- und Spinalnerven in der Weise zu Recht beständen, wie diese Autoren anzunehmen scheinen.

Indess hoffe ich für den Opticus die alte Auffassung unschwer als die richtige feststellen und die Analogien mit Acusticus und Olfactorius zurückweisen zu können.

Das Motiv, welches WIEDERSHEIM und AHLBORN geleitet zu haben scheint, auch den Opticus zu einem Spinalnerven herabdrücken zu wollen, liegt wohl in dem Umstande, dass, wenn der Olfactorius als Spinalnerv gelten muss, es unmöglich wäre, den Opticus, der als hinter ihm gelegen angesehen wird, für einen umgewandelten Theil des Gehirns zu erklären. In die Reihe der Spinalnerven eine solche Bildung des Gehirns einzuschalten, erscheint misslich, wenn nicht undenkbar, und einer solchen Eventualität könnte man nur ausweichen, wenn nachgewiesen würde, dass der Opticus gleichfalls in die Zahl und Reihe der Spinalnerven eingereiht würde.

Hier ist indess das *πρωτον ψεδδος*, — und es aufzudecken, soll die Aufgabe der nachfolgenden Darstellung sein.

So lange man das Wirbelthierauge als ein in phylogenetischer Beziehung mehr oder weniger untheilbares Gesamtorgan auffasst, so lange kann man natürlich versuchen, in dem Opticus auch die alleinige Grundlage desselben und darum in der richtigen Erfassung seiner morphologischen Bedeutung auch die Gesamtfrage nach der phylogenetischen Geschichte des Auges gelöst zu sehen. In dieser Richtung ist bisher das Problem aufgefasst worden, ja, der eine der beiden Autoren, welche den concreten Versuch gemacht haben, die Phylogenese des Wirbelthierauges zu behandeln, Prof. WILH. MÜLLER in Jena<sup>1</sup>, hat sich

---

Gestalt sich diese complicirteste Structur des ganzen Thierreiches reduciren lässt, und welche Processe thätig waren, die Complicationen hervorzurufen und durchzuführen! In der Rechnung, die Mr. BEARD aufstellt, und der zufolge vor dem Vagus sich sechs Segmente befinden sollen, ist nicht bloß der Fehler gemacht, das Ganglion eiliare dem Oculomotorius zuzuschreiben, während es, wie schon VAN WIJHE angegeben, und ich auf das Positivste bestätigen kann, der Trigemini-Gruppe angehört, sondern es ist gar nicht in Rechnung genommen, dass es auch Segmente geben könnte, deren Sinnesorgane abortirt sind. Wir werden weiter unten sehen, dass viel verwickeltere Operationen erforderlich sind, um auch nur annähernd die Minimalsumme solcher Kopfmetameren festzustellen.

<sup>1</sup> Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Festgabe an CARL LUDWIG. Leipzig 1874.

fast ausschließlich darauf beschränkt, die Verhältnisse der Retina und des Opticus zu erörtern. Die Resultate dieser Arbeit müssen nothgedrungen sehr einseitig bleiben. Es kommt nun aber noch hinzu, dass der Verfasser dieser an sich sehr werthvollen Arbeit ganz befangen blieb in der Doctrin der Descendenzreihe Tunicaten-*Amphioxus*-Cyclostomen-Fische und des damaliger Zeit streng dogmatisch gefassten biogenetischen Grundgesetzes, so dass er verleitet ward, die Verhältnisse, besonders der Cyclostomen, als ausschlaggebend anzusehen, und sie ohne Weiteres den Speculationen zu Grunde zu legen, die er in der beregten Arbeit ausspricht. Dies wird besonders klar, wenn man die folgenden Worte (l. c. p. XIII) liest:

» *Das Auge selbst zeigt bei Myxine einen Bau, welcher mit der Annahme stimmt, dass dasselbe noch in der Entwicklung zu dem complicirten Apparat, welchen die höheren Vertebraten besitzen, begriffen ist. Mit der äußeren Musculatur fehlt die Sonderung der Mesodermhülle in eine innere gefäßreichere und eine äußere gefäßarme Schicht; mit der Linse fehlt die Iris und die zugehörige innere Musculatur. Die Einstülpung der lateralen Wand der ursprünglichen Augenblase ist bereits vorhanden, sie ist bedingt durch die Entwicklung einer papillenartigen Gefäßschlinge, welche gleich der ganzen Mesodermhülle dem Gebiet der Arteria ophthalmica angehört und ihre Adventitia in Schleimgewebe verwandelt. Dieser Schleimgewebestock kann nur der Glaskörperanlage der höheren Wirbelthiere entsprechen; es verdickt sich der Theil der primitiven Augenblase, welcher einen besonderen Abschnitt des Gefäßsystems zugewiesen erhält. Aus dem Fehlen der Linse bei Vorhandensein eines Glaskörpers ergibt sich der für die Phylogense wichtige Schluss, dass die Glaskörperanlage älter ist, als die Bildung der Linse [?], das Fehlen der Linse erklärt sich einfach aus dem Umstande, dass die Energie des Wachsthums der beiden Augenblasen noch nicht so beträchtlich ist, dass die Haut unter Verdrängung der zwischenliegenden Muskelanlagen erreicht würde [?]. Die geringere Energie in der Entwicklung des Sehorgans bei Myxine ist aber höchst wahrscheinlich eine Folge der unverhältnismäßigen Entwicklung, welche zunächst das Witterungsorgan erfahren hat [?]; damit ist ein Anschluss an die Tunicaten gegeben, in so fern bei diesen das Geruchsorgan das constantere und in vielen Fällen entwickeltere Organ ist. Pigmentlamelle und Retina zeigen einen Bau, welcher mehrfach an frühere Entwicklungsstadien der höheren Vertebraten erinnert. Die Pigmentlamelle hat die Fortsätze bereits entwickelt, durch welche sie in die Peripherie der Retina eingreift, aber diese Fortsätze entbehren noch des Pigmentes. Die großen, die*

*Peripherie der Retina in einfacher Lage einnehmenden Zellen sind ganz sicher die eigentlichen Sinneszellen, welche in der nachstehenden Abhandlung durchweg als Sehzellen bezeichnet werden sollen, sie sind aber noch rings von Stützgewebe umgeben, gerade wie in früheren Entwicklungsperioden die Sehzellen der höheren Wirbelthiere, ehe sie über die Limitans externa hinaus sich verlängert haben. Damit steht im Einklang, dass Cuticularfortsätze und Abscheidungen im Protoplasma den Sehzellen der Myxine noch vollständig abgehen. In Folge der ganzen Anlage des Auges liegt die Ausbreitung der Sehnerven im Augeninneren, die percipirenden Elemente sind nach außen gerichtet; damit ist wieder ein Anschluss an entsprechende Verhältnisse bei Wirbellosen gegeben, außerdem das für die Wahrnehmung von Lichtwellen günstigste Verhältniss hergestellt.*«

In dieser Darstellung ist fast gar keine Rede von der phylogenetischen Bedeutung der sog. Nebenapparate des Auges, wie der Augenmuskeln, der sie innervirenden N. oculomotorius, trochlearis und abducens; eben so wenig wird Rücksicht auf die Gefäße des Auges, die sehr merkwürdigen Complicationen derselben, ihren Ursprung und ihre Beziehung zu anderen Gefäßen genommen. Von Linse und Glaskörper wird nur der mehr als bedenkliche Schluss ausgesprochen, der Glaskörper sei phylogenetisch älter als die Linse, und das alte und schwierige Problem der umgekehrten Richtung der Retina-Elemente wird nicht berührt. Eben so wenig wird auf die topographischen Beziehungen des Auges eingegangen, die Lagerungsverhältnisse der Orbita zum sog. Primordialschädel und zu den übrigen Skelettbildungen des Kopfes gelten offenbar als selbstverständlich, — es wird eben nur auf Grund der als bewiesen angenommenen »bekannten« Descendenzreihe die histologische Structur des Cyclostomenauges mit dem anderer Wirbelthiere verglichen und für feststehend gehalten, dass letztere aus ersterer abzuleiten sei. Dass eine solche, rein vergl. anatomisch-embryologische Arbeit schwerlich ausreichen könne, das phylogenetische Problem zu lösen, erscheint nach den Worten, die ich über das Verhältniss der Vergl. Anatomie zur Phylogenie in der VIII. Studie p. 74 ff. geäußert habe, von selbst zu folgen: es fehlt meines Erachtens nahezu Alles, was zur Aufklärung der Phylogenese des Wirbelthierauges gehört.

Der zweite Autor, welcher sich mit dem großen Problem beschäftigt, ist BALFOUR (Comp. Embryol. II, p. 419).

BALFOUR'S Standpunkt ist bereits ein wesentlich richtigerer. Ob schon er die Descendenzlinie Tunicaten-*Amphioxus*-Cyclostomen-Fische

nicht verwirft, so anerkennt er doch, dass die ersteren drei beträchtliche Reductionen erlitten haben, und sieht sowohl im Auge der Tunicaten, wie auch in dem der Cyclostomen so starke Anzeichen der Degeneration, dass er auch der oben erwähnten LANKESTER'schen Hypothese die Wahrscheinlichkeit abspricht. Die Hauptschwierigkeit scheint ihm in dem Umstande zu liegen, dass die Retina der Vertebraten ein Stück des Vorderhirnes sei, und er giebt dafür folgende Erklärung:

» *The fact of the retina being derived from the fore-brain may perhaps be explained in the same way as has already been attempted in the case of the retina of the Crustacea: i. e. by supposing that the eye was evolved simultaneously with the fore-part of the brain. The peculiar processes which occur in the formation of the optic vesicle are more difficult to elucidate: and I can only suggest that the development of a primary optic vesicle, and its conversion into an optic cup, is due to the retinal part of the eye having been involved in the infolding which gave rise to the canal of the central nervous system. The position of the rods and cones on the posterior side of the retina is satisfactorily explained by this hypothesis, because the posterior face of the retina is the original external surface of the epidermis, which is infolded in the formation of the brain, so that the rods and cones are, as may be anticipated, situated on what is morphologically the external surface of the epiblast of the retina.*

» *The difficulty of this view arises in attempting to make out how the eye can have continued to be employed during the gradual change of position which the retina must have undergone in being infolded with the brain in the manner suggested. If however the successive steps in this infolding were sufficiently small, it seems to me not impossible that the eye might have continued to be used throughout the whole period of change, and a transparency of the tissues, such as Lankester suggests, may have assisted in rendering this possible.*

» *The difficulty of the eye to continuing be in use when undergoing striking changes in form is also involved in Lankester's view in that if, as I suppose, he starts from the eye of the Ascidian tadpole with its lenses turned towards the cavity of the brain; it is necessary for him to admit that a fresh lens and other optical parts of the eye became developed on the opposite side of the eye to the original lens; and it is difficult to understand such a change, unless we can believe that the refractive media on the two sides were in operation simultaneously. It may be noted that the same difficulty is involved in supposing, as I have done, that the eye of the Ascidian tadpole was developed from that of the Vertebrate. I should however be inclined to suggest, that the eye in this case ceased for*

*a period to be employed; and that it has been redeveloped again in some of the larval forms. Its characters in the Tunicata are by no means constant.*«

Diese Darlegung BALFOUR's kommt in mehr als einem Punkt der Auffassung ziemlich nahe, die ich selbst seit mehr als zehn Jahren mir gebildet habe, und schon hegte, als ich den »Ursprung der Wirbelthiere« schrieb. Dass ich sie dort mit keinem Wort andeutete, geschah überlegter Weise: ich war überzeugt, dass sie von Niemand gutgeheißen und die Aufnahme der kleinen Schrift nur noch ungünstiger gestalten würde als sie ihr so schon bevorstand. Und in der That konnte schon BALFOUR sich nicht entschließen, meine Hypothese über das Zustandekommen des Wirbelthierauges für etwas Anderes als eine »ingenious fancy« zu halten, mit der er nur so weit übereinstimmen konnte, als sie, parallel mit seiner eigenen Hypothese, die Umkehrung der Retina als aus der Schließung des Medullarrohres resultirend ansah und in ihr den deutlichen Beweis erblickte, dass einstens und vor dieser Schließung eine cuticulare Linse auf der Seite der Stäbchen und Zapfen befindlich gewesen sein müsse. Ähnliche Anschauungen haben ja auch RICHARD HERTWIG und neuerdings Prof. CARRIÈRE geäußert. BALFOUR konnte meine Hypothese nicht anerkennen, weil sie im Zusammenhang stand mit meiner Auffassung des Wirbelthiermundes und der ursprünglichen Kiemen-spaltennatur desselben: ich postulierte vor dem Munde gelegene Kiemen und die Umwandlung einiger derselben in distincte Hilfsapparate des jetzigen Wirbelthierauges; darauf ging er nicht ein, versuchte vielmehr die eine dieser von mir als Kiemenrest gedeuteten Structures, die Chorioidealdrüse der Teleostier, als Homologon der Spritzlochkiemen der Selachier zu betrachten (l. c. p. 265), in welcher Betrachtung ihm Prof. HOFFMANN zu folgen suchte, aber, wie ich schon in Studie IV p. 148 anführte und demnächst ausführlich beweisen werde, mit wenig Glück. So blieb also die Übereinstimmung zwischen BALFOUR und mir eine nur partielle: ich habe aber keinen Zweifel, dass wir uns völlig verständigt haben würden über diese wie über die meisten anderen Divergenzen unserer Auffassung über die Wirbelthierphylogenie, hätte der frühe und jähe Tod nicht mich des intimen Freundes und die Wissenschaft eines eben so vorurtheilsfreien wie klaren Kopfes beraubt. Es war oft zwischen uns besprochen worden, dass, nachdem erst BALFOUR auf Grund seiner Forschungen das ganze morphogenetische Problem des Wirbelthierorganismus neu behandeln konnte, während ich durch die großen praktischen Aufgaben, in die mich die Gründung der Zoolog. Station verwickelte, völlig in Anspruch genommen war, dieselbe Arbeit danach von mir unternommen werden würde auf Grund meiner abweichenden

Hypothesen, die dann in loyaler Discussion mit genauer Abwägung des pro und contra zu einer Einigung oder wenigstens zu genauer Präcisirung der ungelösten Fragen geführt haben würde. Im Begriff einen der schwierigsten Theile dieses Gesamtproblems hier zu erörtern, kann ich mich nicht enthalten, von Neuem zu beklagen, dass einer der gründlichsten Kenner des wissenschaftlichen, — sit venia verbo! — Actenmaterials, der zugleich ein vorzüglicher Dialektiker war, nicht mehr da ist, um sein unbestechliches Urtheil in die Wagschale zu legen.

Derjenige Punkt, auf welchen weder W. MÜLLER noch BALFOUR die geringste Rücksicht genommen haben, ob schon er von der größten Bedeutung ist, betrifft die Ausstattung des Auges mit einer besonderen Musculatur. Und dies ist seitens BALFOUR's um so auffallender, als es seinen Untersuchungen zunächst zu danken ist, dass wir etwas vom Ursprung der Augenmuskeln erfahren. Und das, was wir erfahren, war in der That merkwürdig genug und hätte zu eingehendstem Nachdenken auffordern sollen.

BALFOUR deutete an, dass die verschiedenen Muskeln des Auges (Rectus externus und internus, superior und inferior, Obliquus superior und inferior) ihren Ursprung aus den vordersten Kopfhöhlen nahmen, also aus Bildungen, deren seriale Homologa in Kiemenmuskeln umgewandelt wurden. MARSHALL verfolgte diese Andeutungen und stellte die Beziehungen der einzelnen Kopfhöhlen zu den einzelnen Augenmuskeln fest. Als Resultat ergab sich, dass die M. rectus internus, superior, inferior und Obliquus inferior aus der vordersten, von BALFOUR praemandibular genannten Kopfhöhle hervorgingen, während der Obliquus superior von dem dorsalen Stück der zweiten oder mandibularen Höhle, der Rectus externus sogar aus dem dorsalen Stück der dritten oder Hyoidhöhle gebildet ward. In der Abhandlung, welche diese Angaben enthält, bemerkt MARSHALL aber weiterhin Folgendes<sup>1</sup>:

*»In the anterior part of the head the dorsal ends of the head cavities are situated above the tops of the visceral clefts; consequently, after these clefts are formed, the several head cavities, while they are separate from one another below, still communicate together dorsally. At the commencement of stage I the dorsal ends of the three anterior head cavities still communicate together, but between stages I and K they become separated. This point, which is not noticed by Balfour appears to be one of some*

<sup>1</sup> Head cavities and nerves of Elasmobranchs. Quart. Micr. Journ. Vol. XXI. 1881. p. 75.

importance, in as much as we have in this division of the dorsal part of the head cavity a segmentation of the mesoblast of the head, which is not directly caused by the visceral clefts, although it takes place along the same lines, or, more strictly along dorsal prolongations of these lines.

»The dorsal portions of the first three head cavities lying above the level of the tops of the visceral clefts become, at a still later stage, cut off from the ventral portions lying in the visceral arches. The subsequent changes undergone by these dorsal and ventral portions differ materially from one another, as will be noticed later on. In the trunk we also find a division of the coelomic cavity on either side into a dorsal or vertebral portion which forms a series of cavities occupying the centres of the protovertebrae, and a ventral or parietal portion forming the peritoneal cavity.

»It becomes now an interesting question, whether this division of the head coelom into dorsal and ventral portions is not strictly comparable to the division of the body coelom into vertebral and parietal portions.«

MARSHALL vermochte aus Mangel an Material diese Frage nicht weiter zu verfolgen. VAN WILHE nahm dieselbe aber auf und suchte sie definitiv dahin zu beantworten, dass er neun Mesodermsegmente des Kopfes annahm, die sich wie die Rumpfsegmente in einen dorsalen und ventralen Theil schieden; der dorsale sollte als Äquivalent der Urwirbel anzusehen sein, die aus ihm hervorgehenden Muskeln also den Körpermuskeln serial homolog sein. Als solche Muskeln, die dem 7.—9. Segment des Kopfes angehörten, wurden kleine »vom Schädel zum Schultergürtel ziehende Muskeln, nebst dem vordersten Theile des Sterno-hyoideus« betrachtet, sie werden vom Hypoglossus innervirt, der als ventrale Wurzel zu dem Vagus gezählt wird. Das 6. Segment zeigt nur »sehr rudimentäre« Urwirbelmuskeln, ohne wahrnehmbare Innervation. Das 4. und 5. Segment lassen die Urwirbelpartie völlig zu Grunde gehen, eben so die ventrale Nervenwurzel. Das 3. Segment liefert aus seinem Urwirbeltheil den M. rectus externus, innervirt vom N. abducens als ventraler Wurzel des Acustico-Facialis; das 2. Segment den M. obliquus superior mit dem N. trochlearis als ventraler Wurzel zum Trigemini, das erste, vorderste Segment endlich constituirt aus seinem Urwirbelbezirk die M. rectus internus, superior und inferior und obliquus inferior. Innervirt werden sie vom Oculomotorius als ventraler Wurzel, zu welcher der Ophthalmicus profundus als dorsale gerechnet wird. In den Segmenten 2—9 werden als aus dem Pericardium und den Wänden der Visceralbogenhöhlen stammende Muskeln

die Kiemen- und Kiefermusculatur gerechnet, während die erste Kopfhöhle ohne eine solche ventrale Partie bleibt.

Die Beweise für diese Auffassung sucht VAN WIJHE in folgenden Verhältnissen. Er sagt (l. c. p. 4):

»Zum Beweise, dass die Somite des Kopfes in der erwähnten Periode [d. h. Stadium H und I Balfour's] denen des Rumpfes gleich zu stellen sind, führe ich an:

1) Dass die Länge (parallel der Längsachse des Körpers) der Somite sich im ganzen Körper gleich verhält. [?] Diese Länge nimmt vom Schwanze, wo die Somite am kürzesten sind, allmählich zu, so dass das zweite Kopfsomit länger ist als eins der folgenden. Das erste macht eine Ausnahme, denn es ist verhältnismäßig sehr kurz, wenigstens wenn man seine vordere Verlängerung nicht mitrechnet.

2) Dass die obere Grenzlinie der Rumpfsomite ununterbrochen in diejenige der Kopfsomite übergeht. Diese Linie verläuft im vorderen Körpertheile, der Kopfbeuge entsprechend, bogenförmig hinunter.

3) Dass die untere Grenze der Somite sowohl im Kopfe als im Rumpfe nur wenig unter der oberen Grenze des Darmes liegt.

Aus Letzterem folgt, dass die Kiementaschen, da sie Ausstülpungen der Seitenwand des Darmes sind, unter der unteren Grenzlinie der Kopfsomite entstehen. . . . . Lässt sich wegen dieser Lage der Somite und wegen der Bildungsweise der Höhlen in den Visceralbogen schon vermuthen, dass diese Höhlen nicht, wie Balfour glaubte, zu denen der Somite, sondern zu dem ventralen Theile der Leibeshöhle gehören, so werden wir dies durch die Verbindungen dieser Höhlen im folgenden Stadium bewiesen sehen. Hierum werde ich die Höhlen der Somite getrennt von dem ventralen Kopfcoelom behandeln. Während die ventrale Leibeshöhle im Rumpfe eine bleibende Bildung ist, geht sie im Kopfe, wie wir sehen werden, nachdem sie erst durch die Kiementaschen unvollkommen in Stücke getheilt ist, größtentheils zu Grunde.«

Diese Doctrin hat sicherlich viel Verführerisches, und ist von vielen Seiten mit Beifall aufgenommen worden. Indessen habe ich schon in der VII. Studie p. 9 meine Reserven gemacht, und mir dort vorbehalten, meinen Widerspruch an anderer Stelle zu formuliren. Dazu ist jetzt der Moment gekommen.

Beobachtet man zunächst die Art der Umwandlung der Myotome am Rumpf in wirkliche Musculatur, so sieht man überall denselben Process: eine erste Bildung von Muskelfasern an einer mittleren Stelle der inneren Wandung des Urwirbels. Die Fasern liegen horizontal und parallel mit der Längsachse des Körpers. Diese Art der Muskelbildung

erfolgt auch bei den vordersten, sehr rudimentären Urwirbeln, aus welchen der *M. subspinalis* seinen Ursprung nimmt, und welche von VAN WIJHE zum 6.—9. Kopfsegmente gezählt werden. An dieser Grenze hört aber dieser Process auf.

Vergleicht man damit die Umwandlung der ventralen Partien der Kopfhöhlen, aus denen die Musculatur der Kiemen und Kiefer hervorgeht, so zeigt schon ein oberflächliches Examen, dass der Process ein anderer ist. Nicht an einer bestimmten Stelle, sondern an der ganzen Wandung erfolgt die Umwandlung in Muskelfasern, nur eine äußerste Partie am distalen Ende des Schlauches verbleibt längere Zeit in Gestalt embryonaler Zellen liegen. Zugleich erfolgt dieser Umwandlungsprocess sehr viel später, als derjenige der Urwirbel; auch lässt sich ein histogenetischer Unterschied in der Bildung der Muskelfasern erkennen, auf dessen nähere Erörterung ich an dieser Stelle nicht eingehen will.

Bei der Umwandlung der vordersten Kopfhöhlen, sowohl der praemandibularen, als auch der mandibularen und Hyoidhöhle in wirkliche Muskeln erkennt man nun, dass sie alle in ihrem Gesamtbestande sich verhalten wie die ventralen Partien der hinteren Kopfhöhlen, nicht wie die Urwirbel. Und dies ist, ich betone es ausdrücklich, nicht nur der Fall an ihren ventralen Partien, sondern ebenfalls an den dorsalen, und, worauf es ganz besonders hier ankommt, an den Partien, aus denen sich der *Rectus externus* und der *Obliquus superior* bildet. Ein Gegensatz zwischen diesen Augenmuskeln und den anderen, aus der vordersten Kopfhöhle sich bildenden, ist in keiner Weise zu beobachten, während es sehr leicht ist, einen starken Gegensatz zwischen ihrer Bildung und derjenigen der Urwirbel festzustellen.

Die fundamentale Wichtigkeit dieses Unterschiedes wird aus den Folgerungen klar hervortreten, die ich für die hier vertretene Hypothese über die Phylogenie des Auges daraus ziehe. Es ist darum wichtig, die Argumente zu stärken, welche für die Natur der Augenmuskeln als Gruppe der visceralen Muskeln sprechen. Nun führt VAN WIJHE in einer Anmerkung auf p. 16 seiner oft citirten Schrift an, sein auf ontogenetischer Forschung beruhender Nachweis der Urwirbelnatur der Augenmuskeln decke sich mit den von ANTON SCHNEIDER auf Grund vergl.-anatomischer und histologischer Untersuchungen zu Tage geförderten Argumenten. In der That glaubt SCHNEIDER den Beweis geliefert zu haben, dass die Augenmuskeln Körpermuskeln seien, und stützt sich auf die Untersuchung der Querschnitte, um die Angaben von STANNIUS und LANGERHANS zu entkräften, welche sich, gleichfalls nach

histologischer Untersuchung, dafür entschieden haben, die Augenmuskeln der Cyclostomen in ihrer Structur mit den Kiemenmuskeln in dieselbe Kategorie zu versetzen. Es muss auffallend erscheinen, dass STANNIUS den Unterschied in der histologischen Constitution dieser beiden Muskelgruppen gerade durch die Untersuchung der Augenmuskeln feststellen zu können glaubte, ohne irgend wie von einer Auffassung beeinflusst zu sein, welche diesen Unterschied zu wichtigen Speculationen benutzt hätte. Auch LANGERHANS urtheilt einfach nach vorliegendem Befunde, während SCHNEIDER bereits von Tendenzen geleitet ward, die größere Ziele ins Auge fassten. Ich bin freilich noch stärker beeinflusst oder interessirt in der Entscheidung dieser Frage, hege aber dennoch, wie ich glaube, nach umfassender Prüfung des Thatbestandes keinen Zweifel darüber, dass STANNIUS und LANGERHANS Recht behalten, und dass die sämtlichen Augenmuskeln von Petromyzon in die Kategorie der Kiemenmuskeln gehören. Die Details der Untersuchung werde ich später geben, und man wird dann sehen, dass die Cyclostomen auch hier wieder den Ausschlag in einer Frage der allergrößten Bedeutung geben.

Lässt es sich nämlich feststellen, dass die Augenmuskeln **nicht** Körpermuskeln sind, also nicht Urwirbeln entsprechen, so fällt zunächst die von MARSHALL versuchte, von VAN WIJHE anscheinend bewiesene Scheidung eines ventralen und dorsalen Abschnittes in den Mesodermtheilen des Kopfes als illusorisch weg; wir behalten nur ventrale Mesodermbildungen übrig. Die Tragweite dieser Feststellung ist von geradezu überwältigender Bedeutung für alle Versuche, den Kopf und den Schädel der Wirbelthiere auf mehr oder weniger umgewandelte Wirbel zurückzuführen. Das wird weiter unten klar gemacht werden.

Für die Betrachtung der phylogenetischen Geschichte des Auges ist es aber von einschneidender Bedeutung, dass die es bewegenden Muskeln in dieselbe Kategorie gehören, wie die Muskeln der Visceralbogen, also die Kiemen- und Kiefermuskeln. Welche Processe müssen nun aber vorausgesetzt werden, die diese Beziehungen zu Stande gebracht haben? Hier liegt offenbar ein Geheimnis verborgen, dessen Existenz bisher von Niemand gegahwöhnt war, auf das nur die Grundhypothese führen kann, welche in dem »Ursprung der Wirbelthiere« dargelegt ward.

Wenn eine seriale Homologie der Kopfhöhlen im Embryo nicht gelegnet werden darf, so kann schwerlich bezweifelt werden, dass

diese Bildungen auch ursprünglich in den Vorfahren der Wirbelthiere serial homologe Structures darstellten und darum auch dieselben Functionen versahen. Welches waren nun aber diese Functionen?

Wir sehen Theile der dritten, vierten, fünften, sechsten, ja siebenten bis neunten Kopfhöhle in gleicher Weise sich zu Kiemenmuskeln umbilden; wir konnten in den vorausgehenden Studien die bereits von BALFOUR hervorgehobene und nach den Doctrinen der Vergl. Anatomie nicht zu bezweifelnde Homologie der Kiefern musculatur mit den Kiemenmuskeln dadurch evident machen, dass der Ursprung des jetzigen Wirbelthiermundes aus verschmolzenen Kiemenspalten wenn nicht sicher so doch wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht ward, wodurch also auch die zweite Kopfhöhle der Hauptsache nach als gleichfalls der Function nach serial homolog mit den hinter ihr liegenden erwiesen ward. So blieb also nur die vorderste Kopfhöhle übrig, die den bisherigen Beobachtungen zufolge ausschließlich zum Aufbau der Augenmuskeln verwendet wird. Indess konnte ich schon in der VII. Studie darauf hinweisen, dass der *M. levator labii superioris*, welcher in die Kiefern muskelgruppe eingeht, wahrscheinlich aus der vordersten Kopfhöhle entspringt (l. c. p. 43): ich kann diese Vermuthung jetzt zur sicheren Behauptung umwandeln, und werde die entsprechenden Data später geben. Hiernach wäre also auch die vorderste Kopfhöhle in directe Beziehung zu Muskelgruppen gesetzt, welche ursprünglich den Kiemen zukamen. Es giebt aber noch ein anderes Product der vordersten Kopfhöhle, das nach der von mir vertretenen Hypothese eine deutliche Zugehörigkeit zur Kiemen musculatur offenbart: es ist das jenes Stück, welches die vorderste Kopfhöhle der einen Seite mit der anderen im Embryo in Verbindung setzt und vor der Spitze der Chorda und unter der Hypophysiseinstülpung gefunden wird. Über dieses Stück haben BALFOUR, der es zuerst entdeckte, und VAN WIJHE verschiedene Ansichten geäußert; der erstere hielt es für eine ventrale, der zweite für eine dorsale Bildung. An sich wäre diese Verschiedenheit der Meinungen wichtig genug, um ihr eine eingehende Prüfung zu widmen: sie gewinnt aber durch die hier entwickelte Hypothese über die Bedeutung der ersten Kopfhöhle noch wesentlich an Bedeutung und wird ausführlich erörtert werden in späteren Studien. Heute mag es genügen, das Resultat meiner eigenen Forschungen zu geben, wonach dieses Verbindungsstück der vordersten Kopfhöhlen die letzten Spuren der Hypophysismusculatur darstellt und aus der Zeit datirt, da diese noch als Kiemenspalte fun-

girte. Lässt sich dies mit Sicherheit feststellen, so würde also eine zweite Beziehung der vordersten Kopfhöhle zu Kiemenmuskeln erwiesen sein, und der ventrale Charakter des Verbindungsstückes um so mehr zu Tage treten, als überhaupt keine dorsalen Elemente in den vorderen Kopfhöhlen, nach den oben gemachten Angaben gefunden werden können.

Wenn nun also alle Kopfhöhlen in unmittelbaren Beziehungen zu Kiemenmuskeln stehen, wenn fernerhin nachgewiesen werden kann, dass auch die scheinbar dorsalen Stücke, ihrer Structur nach, Visceralmuskeln sind, so wird wohl der Schluss berechtigt erscheinen, dass auch sie einstens mit Kiemenbildungen in Connex standen und, ehe sie Augenmuskeln wurden, Kiemenmuskeln waren.

Im Augenblick aber, wo die Thatsachen zu Gunsten eines solchen Schlusses sprechen, tritt sofort das Postulat ein, anzugeben, zu welchen und zu wie viel Kiemenbildungen die Augenmuskeln zu rechnen sind.

Da gewinnt nun der Umstand ganz besondere Bedeutung, dass nur vier der Augenmuskeln aus der vordersten Kopfhöhle entspringen, dagegen der *Obliquus superior* aus der dorsalen Verlängerung der zweiten, der sog. Kieferhöhle, und der *Rectus externus* sogar aus den dorsalen Theilen der dritten oder der Hyoidhöhle. Im Zusammenhange mit der Erwägung dieses Verhältnisses muss auch die Innervation betrachtet werden, welche für die Derivate der vordersten Kopfhöhle den *N. oculomotorius*, für den *Obliquus superior* den *Trochlearis*, für den *Rectus externus* den *Abducens* aufweist.

Ich bin leider außer Stande, schon jetzt diese sehr berechtigte und gewiss sehr dringliche Frage zu beantworten. Das ganze Problem der Augenphylogenese ist von einer so großen Complicirtheit, dass es Jahre angestrongter und scharfsinnigster Forschungen erfordern wird, ihm im Detail beizukommen. Es scheint mir nicht zu viel gesagt, wenn ich behaupte, dass trotz der ausgedehnten Litteratur, über welche die Ophthalmologie verfügt, doch noch so gut wie gar nichts geleistet ist, um die jetzt zu Tage tretenden Probleme sach- und fachgemäß zu behandeln. Es wird darum auch erlaubt sein, an dieser Stelle die phylogenetische Gesamthypothese zunächst nur in großen Zügen darzulegen und der Zeit zu überlassen, sie in die zahlreichen Unterabtheilungen zu spalten, die sich aus dieser Darlegung mit Nothwendigkeit ergeben.

Und da bietet sich nächst der Frage nach der Zugehörigkeit der

einzelnen Augenmuskeln zu bestimmten Kiemengebieten sofort die andere dar: ob noch wirkliche Kiemenrudimente im Auge selber oder in seiner unmittelbaren Umgebung vorhanden sind, auf welche sich möglicherweise die Augenmuskeln als ehemalige Kiemenmuskeln zurückbeziehen lassen.

Die Beantwortung dieser Frage zwingt mich noch einmal zu einer Erörterung dessen, was eine Wirbelthierkieme ist. In der IV. Studie p. 140 ff. habe ich bereits darauf verwiesen, dass ich nicht anerkennen kann, zu einer Kieme gehöre zunächst und vor allen Dingen eine seitliche Ausstülpung des Entoderms. Als ich die bezügliche Auseinandersetzung niederschrieb (Sommer 1883), waren zwei Autoren damit beschäftigt, meine Hypothese über die ursprüngliche Kiemennatur der Hypophysis und der Nase mit dem Argumente zu widerlegen, eine Kieme bei Wirbelthieren setze nothwendigerweise eine vorgängige Entoderm-ausstülpung voraus. Bezüglich der Nase war es Prof. HOFFMANN in Leyden, der dieses Argument brauchte<sup>1</sup>, bezüglich der Hypophysis Mr. W. B. SCOTT in Princeton N. J.<sup>2</sup> Ich glaube also, nicht zu viel zu

<sup>1</sup> Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. 23. Bd. p. 88.

<sup>2</sup> On the development of the pituitary body in *Petromyzon* and the significance of that organ in other types. Science II. p. 154 ff.

Mr. SCOTT greift in dem eben citirten Aufsatz nicht bloß meine Deutung der Hypophysis als Kiemenspalte an, sondern erörtert noch andere Punkte, die eine Erwidernng meinerseits rechtfertigen.

Mr. SCOTT hatte in seinem früheren Aufsätze »Beiträge z. Entw.-Gesch. der Petromyzonten« wörtlich geschrieben wie folgt: »Die erste Andeutung des Geruchsorganes erscheint als eine seichte Einbuchtung oberhalb des Mundes, welche wir als gemeinsame Einstülpung für Nasengrube und Hypophysis betrachten können.« Auf der Tafel IX Fig. 31 findet sich ein sagittaler Längsschnitt abgebildet, welcher diese Einbuchtung zeigt und durch einen Strich zur Buchstabenbezeichnung *NHE* führt, welche in der Tafelerklärung die Erläuterung findet »gemeinsame Einbuchtung für Nasengrube und Hypophysis. Gegen diese Darstellung hatte sich zunächst BALFOUR gewendet, da ihm eine so auffallende Verschiedenheit in der Entwicklung der Hypophysis zwischen Petromyzonten und den übrigen Wirbelthieren unwahrscheinlich war, und nach BALFOUR gab mir die Untersuchung der Embryologie des *Petromyzon* und die hohe Wichtigkeit, die gerade in der richtigen Deutung der Hypophysis für die von mir vertretene Auffassung des Wirbelthiermundes gefunden werden muss, Anlass, sehr eingehend den von SCOTT angegebenen Thatbestand zu prüfen. Das Resultat dieser Prüfung enthält die III. Studie, in welcher ich eben sowohl SCOTT wie BALFOUR entgegenzutreten genöthigt war, weil die Hypophysis der Petromyzonten weder aus einer gemeinsamen Einstülpung mit der Nase noch mit dem Munde hervorgeht, sondern separat zwischen beiden entsteht und erst nachträglich die getrennt davon entstehende Nasengrube in ihre sich vertiefende Einstülpung einbezieht. Mr. SCOTT ist nun geneigt, den Unterschied zwischen seiner und meiner Darstellung als auf »rather about terms than facts«

thun, wenn ich hier die Frage erörtere, in welcher Weise ursprüngliche Kiemen bei den Wirbelthieren Spuren von ihrer Existenz hinterlassen können.

beruhend anzusehen, »for the drawings correspond almost (!) exactly with those that I have already published and many more as yet unpublished«. Auf letztere kann sich begrifflicher Weise meine Correctur der SCOTT'schen Angaben nicht beziehen: so weit aber die publicirten Zeichnungen SCOTT's in Frage kommen, so wird Mr. SCOTT gewiss keine Schwierigkeiten haben, zuzugeben, dass meine Fig. 3 zwei deutlich und weit getrennte Einstülpungen zeigt, von denen die vordere oder obere zur Nasengrube, die hintere oder untere zur Hypophysis wird, während zwischen beiden eine Partie indifferenten Ectodermzellen liegen. Von einer »gemeinsamen Einstülpung für Nase und Hypophysis« kann der thatsächlichen Lage der Dinge nach somit keine Rede sein, — obschon ich nicht das Geringste an meinen Deutungen oder Deductionen ändern würde, wenn die Einstülpung eine gemeinsame wäre. Das würde eben nur dafür sprechen, dass die Verkürzung der Entwicklung noch weiter vorgeschritten wäre. Wenn Mr. SCOTT indess sagt »the upper lip is somewhat rounded in longitudinal section and bounded anteriorly by a very slight depression, which is the beginning of the pituitary body; but, as this is also the beginning of the invagination to form the nasal sac (by nasal sac I mean the blind passage, as distinguished from the olfactory epithelium), I have preferred not to separate them, as DOHRN has done«. Wenn Mr. SCOTT jetzt von einer »invagination to form the nasal sac« spricht, so ist das allerdings etwas ganz Anderes, als wenn er von einer gemeinsamen Einstülpung für Nasengrube und Hypophysis redet, denn nasal sac und pituitary body sind nur zwei Ausdrücke für dasselbe Organ, während Nasengrube und der Nasengang oder -Sack der Cyclostomen eben so verschieden sind wie Stomodaeum und Hypophysis bei den übrigen Vertebraten. Auch findet sich in der ersten, englischen Darstellung SCOTT's der folgende Wortlaut »the pituitary body is developed as a solid cord of cells, which are invaginated from the epiblast, together with a single median invagination for the olfactory pit«. Der »olfactory pit« ist eben die Nasengrube, und der »nasal sac« der Nasengang; letzterer hat gar nichts mit Geruchsorgan zu thun und ist nur zum Namen »Nasensack« gekommen, weil man nicht wusste, dass er das Homologon der Hypophysis sei, die eben bei den Cyclostomen nie von der Epidermis abgeschnürt wird, wie es ihr bei den übrigen Vertebraten geschieht. Es ist daher auch nicht richtig, wenn SCOTT in seiner ersten Mittheilung fortfährt (Quart. Journ. f. micr. Sc. XXI p. 150): »only the posterior part of this invagination is concerned in the formation of the pituitary body«. Wie bei den übrigen Vertebraten die Hypophysiseinstülpung und der lange Strang, der von ihr bis zu ihrem follikelbildenden Abschnitt geht, zur Hypophysis gerechnet wird, eben so ist auch die ganze Länge des Nasenganges zur Hypophysis der Cyclostomen gehörig, — ein Umstand, der sehr wichtig für die Auffassung des ganzen Organs als ehemaliger Kiemenspalte ist, eben so wichtig, wie dass dieser lange Gang von Hause aus, wie es auch SCOTT nachträglich zugiebt, von einem Lumen durchzogen ist und nicht als »solid cord of cells« entsteht, wie er es früher behauptete. Wenn SCOTT in seiner letzten Darstellung also die Wendung gebraucht »which [i. e. the slight depression] is the beginning of the pituitary body; but as it is also the beginning of the invagination to form the nasal sac, I have preferred not to separate them«, so

Die Elemente, die gegenwärtig zur Bildung einer Wirbelthierkieme zusammentreten, sind die folgenden: 1) Verbindung einer Ausstülpung des Entoderms mit einer mehr oder weniger tiefen Einstülpung des Ectoderms und weiterhin secundäre Ausstülpungen des Entoderms, die sich nach dem Princip der Oberflächenvergrößerung in sehr verschiedener Weise verästeln. 2) Blutgefäße, welche ursprünglich aus einem einfachen Gefäßbogen hervorgehen, der vom Herzen oder dem Conus arteriosus zur Aorta geht, allmählich sich in eine oder zwei Venen und eine Arterie gliedert, welche durch primäre und secundäre Schlingenbildung in Communication bleiben und sogar ein Stück wandungslose Lacunenbildung einschalten. 3) Muskeln, welche in verschiedener Gliederung zur Bewegung der Kiemen dienen, die Kiemenspalten schließen oder öffnen, um den Durchtritt des Wassers zu reguliren resp. bei gleichzeitiger Benutzung des Darmes für die Ernährung dafür zu sorgen, dass diese nicht mit der Athmung collidire. 4) Nerven, welche diese Muskeln innerviren und die Sensibilität vermitteln, die, wie an allen übrigen Körpertheilen, so auch für die Kiemen existirt. 5) Knorpel, welche als Stützpunkte für die Action der Muskeln oder für die Spannung derjenigen Abschnitte der Kiemen dienen, die sonst in Gefahr kämen, durch die Bewegungen des Thieres oder einzelner seiner Theile gequetscht zu werden. 6) Bindegewebe, welches diesen Organcomplex umgiebt, und theils zu Ernährungszwecken Lymphgefäße bildet, theils all' die Functionen versieht, die dem Bindegewebe im Allgemeinen zufallen.

Diese Eintheilung, so allgemein gehalten sie auch ist, — jede einzelne Rubrik ließe sich leicht in eine beträchtliche Zahl von Unter-

---

handelt es sich allerdings nicht um einen Unterschied der »terms«, sondern der »facts«, welche den allerwichtigsten Einfluss auf die Deutung ausüben.

Was dann SCOTT'S Kritik meiner Deutung der Hypophysis als einer unpaar gewordenen, vor dem Munde gelegenen Kiemenspalte angeht, so steht und fällt diese Kritik mit der ganzen bisher geltenden Auffassung der Wirbelthiermorphologie, wie sie GEGENBAUR und BALFOUR — um nur diese beiden Hauptvertreter der vergl. Anatomie und vergl. Embryologie zu citiren — darlegen, und ich kann mich der Mühe überhoben halten, alle einzelnen Einwürfe zu widerlegen. Ich hätte auch schwerlich diesen Streit über die Hypophysis der Petromyzonten aufgenommen, wäre nicht die Feststellung des Factums von hoher Bedeutung, dass der wasser-ausspritzende Nasensack der Cyclostomen in seiner ganzen Länge homolog ist mit der Hypophysiseinstülpung der übrigen Wirbelthiere, deren Deutung dadurch wesentlich erleichtert und weggeführt wird aus der unfruchtbaren Region der Sinnesorgane oder Drüsenbildungen unbekannter Bedeutung, die wieder von Sinnesorganen oder Drüsenbildungen eben so unbekannter Bedeutung von irgend welchen gleichfalls unbekanntem Wirbellosen abgeleitet werden.

rubriken spalten, — bietet nun Gelegenheit zu allen möglichen Varianten, deren sich der Functionswechsel bedienen kann, um aus einer Kieme andere Organe zu gestalten. Ich will versuchen, nur einige sehr nahe-liegende Elemente zu berühren, die ausreichen, um diese Veränderungen näher zu charakterisiren.

Stellt man sich vor, dass der Entodermsack nicht mehr mit dem Ectoderm sich verbinde und zu einer gemeinsamen Durchgangsöffnung verschmelze, so erhält man einen entodermalen Blindsack mit allen bisherigen Attributen einer Kieme, nur ohne die eigentliche Hauptsache: des Durchpassirens eines Wasserstroms. Die Athmung als solche würde also in diesem Apparate ein Ende haben. Der Apparat aber hört darum nicht auf zu existiren, seine einzelnen Componenten fungiren weiter, wenn auch in anderer Weise. Die entodermalen primären und secundären Ausstülpungen würden nicht mehr von Wasser, sondern von Speisesäften umgeben werden, die in irgend einer Weise im Darm angehäuft wären. Statt den Gasaustausch zu vermitteln, würden sie also wahrscheinlich anfangen z. Th. der Resorption zu dienen: die zahllosen, von der Kiemenfunction herrührenden Blutgefäße würden die Elemente zu einer chemischen Veränderung der resorbirten Stoffe liefern, vielleicht würden Verschmelzungen der ursprünglich als Kiemenblättchen existirt habenden Ausstülpungen des Entoderm stattfinden und dadurch drüsenartige Structuren hervorgerufen werden, die ihrerseits wieder allerhand Gefäßschleifen und Reticula aufwiesen, — kurz aus der Kieme wäre eine Darmdrüse geworden; die Muskeln werden ausgeschaltet, die Knorpel erst recht, die Innervation verändert sich oder hört auf.

Statt einer solchen Entwicklung könnte aber eine andere eintreten. Die eben dargestellte würde die meisten Chancen haben, je weiter nach hinten die Kieme gelegen ist, die verschwinden soll. Die Verbindung mit dem Ectoderm könnte aber auch aufhören an einer weiter nach vorn gelegenen Kieme. Die Entodermaussackung findet nach wie vor statt, da aber kein Wasser mehr eintreten soll, und ein Blindsack ohne solche Function nicht nur überflüssig, sondern event. schädlich wäre, so schnürt er sich nach Obliteration seines Lumens ab und wird ein Haufen Entodermzellen, umgeben von Blutgefäßen, Bindegewebe etc. Aber die Epithelwandungen dieses abgeschnürten Kiemensackes haben noch immer die Tendenz sich zu Blättchen auszustülpfen, von Blutgefäßen durchzogen zu werden, eventuell lacunären Blutlauf in sich herzustellen. Jetzt aber kann es zu solchen Ausstülpungen in das Lumen des Kiemencanals oder, nach Absperrung vom Ectoderm, des Darmdivertikels nicht mehr kommen; die Entodermportionen liegen zu einer Blase oder Kugel vereint

mitten im Bindegewebe: die Proliferation der sie bildenden Elemente führt also zur Follikelbildung mit all den verschiedenen Configurationen, die aus der Umgestaltung der ursprünglichen Kiemengefäße, der Lymphgefäße, der Wandungen derselben oder der wandungslosen lacunären Blutbahnen hervorgehen können. Wir haben einen Typus von sog. Blutgefäßdrüsen von unbekannter Function vor uns.

Es kann aber auch ein anderer Vorgang Platz greifen. Das gesammte Entoderm kann zu Grunde gehen, aber die Gefäße bleiben. Natürlich verändern sie in irgend einer Weise auch ihre Composition und gegenseitige Verbindung: aber sie bleiben doch — und daraus gehen Wundernetze oder Ähnliches hervor.

Weiter können aber auch die Gefäße verloren werden, dagegen verschiebt sich gleich von vorn herein bei der ersten Unterbrechung der ursprünglichen Kiemenfunction die Wirkung der zugehörigen Musculatur, — sie erreicht vielleicht ein anderes Organ, bewegt es mit, vielleicht sogar allmählich ausschließlich, verliert ganz die Gestalt der ursprünglichen Kiemenmuskel und wird irgend ein Skelettmuskel.

Eventuell bleibt bei dieser Veränderung der ursprüngliche Ansatzpunkt an einem Kiemenbogen zwar erhalten, aber dieser Kiemenbogen verändert seine Gestalt, verliert seine Gliederung, verschiebt allmählich seine Lagerung und endigt damit, zu einem Skelettstück zu werden, das kaum mehr die Anzeichen der ursprünglichen Dignität als Kiemenknorpel aufweist.

Es ist nun aber auch möglich, dass statt der bis an die Ectodermwandung reichenden Entoderm ausstülpung vielmehr eine Ectoderm einstülpung erfolgt, dass die gewöhnlich mit Entodermepithel überdeckten Kiemengefäße sich mit Ectodermepithel bedecken, — — der Process, den wir bei den Amphibienkiemen vor uns haben. Diesen Gebilden könnte nun Ähnliches widerfahren, wie den außer Cours gesetzten Entodermkiemen, sobald das Entoderm ihnen nicht mehr entgegen wüchse und mit ihnen verschmolze; sie könnten von dem Ectoderm abgeschnürt werden und als abgeschnürte folliculäre Drüsenbildungen fungiren; sie könnten die Kiemenblättchenstructur zwar beibehalten, aber die Blutgefäße könnten sich vermindern und statt dessen auf ihren zahlreichen und zarten Häuten Nervenendigungen sich häufen, die Ectoderm einstülpung könnte als abgeschnürte Blase da liegen, ohne irgend welche andere als passive Function des bloßen Ernährtwerdens, — kurz, eine Unzahl von Varianten ließe sich erdenken, in welche sich eine außer Cours gesetzte Kieme umwandeln könnte.

Ist nämlich einmal eine oder mehrere der zahlreichen Kiemen am

Wirbelthierkörper entbehrlich geworden, so hängt es von den umliegenden Organen ab, zu welcher activen oder passiven Hilfsfunction eines anderen Organes sie im Ganzen oder zum Theil verwandt werden soll, falls nicht schon während ihres Bestehens durch Verschiebung der Quantitätsverhältnisse ihrer Componenten an ihr selbst unabhängig von anderen Organen ein Functionswechsel eintritt. Dass solches außer Cours Setzen stattfindet, ist männiglich bekannt: sehen wir es doch noch auf das deutlichste an denjenigen Fischen, welche von Hause aus, nach Art der Notidaniden, mit 6—7 wirklichen Kiemen ausgestattet sind, während die übrigen Selachier nur fünf besitzen. Die nicht mehr zur vollen Ausbildung gelangenden werden, wie VAN BEMMELEN gezeigt hat, als follikelbildende abgeschnürte Epithelinseln bei einigen Selachiern weiter geführt. Es wird interessant sein, bei möglichst vielen Arten zu verfolgen, was aus diesen rudimentären Kiemen wird, — bei welcher Gelegenheit ich auch in Erinnerung bringen will, dass ich schon in der I. Studie (Mitth. a. d. Zool. Station 1881, p. 262 Anm.) darauf hinwies, auch bei einigen Knochenfischen kämen im Embryo sieben Kiemenspalten zur Anlage. Die Umwandlungsproducte der Wirbelthierkiemen spielen eine so mächtige Rolle in der Geschichte des Wirbelthierkörpers, dass jede noch so unbedeutende Variante ein Interesse gewinnt, das weit über den individuellen Fall hinausgeht: ganz abgesehen von den bereits gegebenen Instanzen und den weiter unten zu erörternden Hypothesen wird dies ganz besonders klar werden bei der Darstellung der Pseudobranchie in der nächsten Studie.

Es ist nun aber ersichtlich, dass Kiemenspalten und Kiemenbildungen, die von Hause aus vor dem jetzigen Munde gelegen haben, wenig Aussicht hatten, ihren Zusammenhang mit dem Entoderm zu behalten. So lange ein anderer Mund<sup>1</sup> statt des jetzigen fungirte, passirten

<sup>1</sup> Die Vexata quaestio, wo derselbe gesessen habe, will ich zunächst auf sich beruhen lassen; aber ich möchte doch diese Gelegenheit benutzen, um ein Missverständnis meines Freundes Mr. J. T. CUNNINGHAM aufzuklären, das sich in einem Aufsätze, betitelt: »The significance of KUPFFER's vesicle, with remarks on other questions of vertebrate Morphology« (Quart. Journ. of Micr. Science 1885, p. 8) findet. Mr. CUNNINGHAM erklärt sich darin für einen überzeugten Anhänger der von mir aufgestellten Hypothese bezüglich der Wirbelthierphylogenie und sagt:

»Mr. Sedgwick and his school have not embraced this theory; yet one point in Mr. Sedgwick's paper published in this Journal, 1884 January, will, in my opinion, do a very great deal towards completing the Dohrnian hypothesis. The point I refer to is the stress laid on the fact that the primitive ancestor of the Vertebrates had a central nervous system which had not separated from the epiblast in which it was developed. As Mr. Sedgwick points out, the nervous system in the living Vertebrates is continuous with the epiblast, and in this respect the Vertebrate is on a par with the Coelenterate

freilich die aufgenommenen Speisen durch einen Abschnitt des Entoderms, der wohl noch vor dem jetzigen gelegen haben mag: als aber dieser Mund verstrich und durch verschmolzene Kiemenspalten ersetzt ward, die nicht die vordersten waren, ward es begreiflich, dass die

*and the Echinoderm. It follows, then, that the limiting surface of the neural canal in Vertebrates is part of the original surface of the body. Now, there is one fact in the organization of a worm which requires to be taken most seriously into account in forming an idea of its transformation into a Vertebrate. This fact is the perioesophageal nerve-collar. We may suppose — we must suppose — that, although in the worm-like ancestor of the Vertebrate the nerve-cords diverged to enclose the mouth, and met again in front of it just as they do in a modern annelid. In the Vertebrate, then, we must find a rudiment of the original mouth within the neural canal. I believe, I have hit upon this rudiment: it is the infundibulum of the brain» und weiter p. 10 »all former attempts to find the original mouth ended in placing its external opening on the actual dorsal surface, instead of on the floor of the anterior cerebral vesicle.«*

Mr. CUNNINGHAM übersieht offenbar, dass, wenn der ursprüngliche Mund wirklich das Centralnervensystem an irgend einer Stelle durchbrach, er eben beide Wandungen, die äußere wie die innere, durchbrach. Natürlich musste er doch den Darm mit der Außenwelt in Communication bringen. Wer also sagte, der Mund öffnete sich durch die Epiphysis oder im vierten Ventrikel, behauptete dadurch zu gleicher Zeit, dass die gegenüber liegende innere Wandung des Medullarrohres gleichfalls durchbrochen war. Was mich persönlich anlangt, so hieße es Eulen nach Athen, oder, um mich Mr. CUNNINGHAM zu nähern, coals to Newcastle bringen, wollte ich darüber noch ein Wort verlieren, da ich es ja gerade war, der den Ausgangspunkt des ganzen Problems in die Frage nach dem verloren gegangenen Schlundring verlegte (Urspr. d. Wirbelth. p. 2). Dass ich dabei auch des Infundibulum gedachte, ist selbstverständlich, — aber ich ließ diese Hypothese wieder fallen, wie so manche andere, und würde sogar Andern den Rath geben, die Stelle, wo der alte Mund gesessen hat, erst dann zu bestimmen, wenn die Reduction des ganzen Wirbelthierkopfes auf einfachere, segmentirte Thiere, — gleichgültig ob Anneliden im heutigen Sinne, oder Anneliden ausgestorbener Gruppen — wirklich gelungen ist. Mit Rathen ist da nichts mehr zu machen, — nur durch systematische Analyse der ganzen Kopfstructur ist dahin zu gelangen, das Problem zu lösen und die Lösung zwingend zu gestalten.

Was dann die Mr. SEDGWICK zugeschriebene Leistung angeht, so erleiden die Verdienste desselben gewiss keine Schmälernng, wenn ich betone, dass schon viel früher der Umstand hervorgehoben ward, der Centralcanal des Medullarrohres sei eigentlich ursprünglich Oberfläche des Körpers; einmal lag das sehr nahe (vgl. VI. Studie p. 177), dann aber ist es schon sehr bestimmt von BALFOUR (Comp. Embr. II. p. 262 u. p. 419) mit einigen dazu gehörigen Folgerungen ausgesprochen. Ob, wie SEDGWICK und vor ihm schon BALFOUR zu glauben scheinen, bei den Vorfahren der Wirbelthiere das Centralnervensystem nicht von der Epidermis getrennt war, ist eine Frage, die nicht ohne Weiteres durch den jetzigen Process der Embryonalentwicklung als beantwortet und bewiesen angesehen werden kann. Die Frage ist eine offene und bietet im gegenwärtigen Zustande schwerlich Anhaltspunkte zu phylogenetischen Verknüpfungen, wie Mr. SEDGWICK sie versucht hat.

entodermalen Elemente dieser letzteren je länger je weniger reproducirt wurden. Ob die vielleicht immer kürzer werdenden Entodermausstülpungen dieser vermutheten praecoralen Kiemenspalten durch um so länger und tiefer werdende ectodermale Einstülpungen ersetzt wurden, steht dahin, — wie wir uns denn überhaupt hier auf durchaus hypothetischem Boden bewegen, — man möchte es freilich für wahrscheinlich halten im Hinblick auf die StomodaeumEinstülpung, die Hypophysis, die Nasen gruben und eine andere weiter unten zu besprechende Bildung.

Es ist daher begreiflich, wenn entodermale Abschnitte unter den supponirten Rudimenten praecoraler Kiemen nicht mehr angetroffen werden. Von den ectodermalen habe ich eben gesprochen; ihnen war das Feld um so freier gelassen, je mehr das Entoderm zurückwich und den Platz nicht occupirte. Am ungenirtesten konnten sich aber all' diejenigen Bildungen und Elemente sich rückbildender oder einen Functionswechsel erleidender Kiemen betragen, die mesodermatischer Natur waren: Gefäße, Muskeln, Bindegewebe und Skeletttheile, — und ich glaube nachweisen zu können, dass sie sich ihrer Freiheit reichlich bedient haben.

So haben denn in erster Linie Muskeln praecoraler Kiemen statt zu Grunde zu gehen, neue Functionen aufgenommen und sind Augenmuskeln geworden, und so erklärt sich der sonst räthselhafte Umstand, dass die Augenmuskeln, eben so wie alle Kiemenmuskeln aus Kopfhöhlen hervorgehen.

Wie kann es nun aber geschehen sein, dass Kiemenmuskeln zu Augenmuskeln werden? Welche Functionsfolge muss da stattgefunden haben, um zwei so disparate Verwendungen derselben Musculatur hervorzubringen?

Mit dieser Frage nähern wir uns dem eigentlichen Geheimnis der Phylogenese des Auges. Wie konnten Muskeln ventraler Provenienz auf die dorsale Fläche des Auges gerathen? Wie konnten diese Muskeln von drei verschiedenen Nerven innervirt werden, deren Ursprungsstellen so weit auseinander liegen, wie die des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens?

In der VI. Studie habe ich schon betont, dass die Annahme unvermeidlich sei, der Centralcanal des Medullarrohres sei durch die Einschließung eines Stückes der ursprünglichen Körperoberfläche zu Stande gekommen. Darauf deutet von vorn herein seine embryonale Entwicklung, und die Composition der unpaaren dorsalen Flosse. Wie vorher erwähnt worden, theilt auch BALFOUR diese Anschauung, wenn

auch ohne die Natur der unpaaren Flosse dafür zu verwerthen. War aber ursprünglich das Medullarrohr kein Rohr, sondern eine offene Platte, so muss auch das ganze Gehirn einmal eine ähnlich offene, nur sehr viel breitere Platte gewesen sein, und dem zufolge muss auch der Theil, als dessen kuglige Ausstülpung die primären Augenblasen und der rohrartige Opticus hervorgehen, einmal eine offene, mehr oder weniger concav gestaltete Platte vorgestellt haben. BALFOUR hat dieselben Anschauungen in der von mir oben citirten Stelle dargelegt, um zu rechtfertigen, wie es komme, dass im gegenwärtigen Auge der Wirbelthiere die Stäbchen- und Zapfenschicht dem Innenraum des Auges abgewandt sei. Ich theile durchaus seine Auffassung und nehme gleichfalls an, dass bei den Vorfahren der Fische eine cuticulare Linse an derjenigen Stelle befindlich gewesen sei, welche jetzt den Hohlraum der primären Augenblase bildet, — wodurch das Wirbelthierauge durchaus auf den Typus des Auges vieler Wirbellosen zurückgeführt werden kann. Wahrscheinlich besaß dasselbe zu dieser Zeit weder besondere Augenmuskeln, noch die complicirten Gefäßbeziehungen, deren Zustandekommen wir später erörtern werden.

Die große Revolution der Verlegung der Mundöffnung auf den damaligen Rücken, jetzigen Bauch der Wirbelthiere ist es wahrscheinlich gewesen, die auch eine gewaltige Umformung der Augenstructur zuwege brachte. Die Einzelheiten solcher supponirten Umwandlungen im Detail zu beschreiben, ist natürlich eine missliche Sache, allein man kann sich wohl vorstellen, dass die Stellung der Augen eines Thieres eine Umwandlung erfahren muss je nach der Lagerung des Körpers bei der Bewegung und bei der Nahrungsaufnahme, und dass auch mittelbare Einflüsse durch Veränderung der gesammten Configuration des Kopfes bei der Verlegung der Mundöffnung zu einer Veränderung der Stellung der Augen beitragen. Das Auge gerieth jedenfalls näher an die neu geformte Mundöffnung heran, als es früher der Fall gewesen, und dadurch auch in die Nähe der Kiemenspalten, welche um den entstandenen oder entstehenden neuen Mund gruppirt waren.

Es muss nun angenommen werden, dass eine oder mehrere dieser Kiemenspalten so gelegen waren, dass die Lichtstrahlen durch sie hindurch das Auge trafen, aber von einer Seite, die der noch in Function stehenden cuticularen Linie entgegengesetzt war. Diese Kiemenspalte hatte wahrscheinlich schon ihren entodermalen Abschnitt verloren, ihren ectodermalen aber um so mehr vertieft, — die Gefäße befanden sich wahrscheinlich noch im gewohnten Zusammenhang mit der Einstülpung, die letztere aber verharrte als blinder Sack, dessen Wandung indessen

wie die aller Kiemenspalten zarter und darum für Lichtstrahlen durchlässiger waren, als die umliegenden Theile der Epidermis. Je breiter die Öffnung dieser Kiemenspalte war, um so sicherer drang Licht durch ihre Seitenwände und vor Allem durch ihren Boden in die Nähe des Auges, und musste die nächstliegenden Theile der Retina um so mehr afficiren, als wahrscheinlich das Pigment an der entgegengesetzten Seite befindlich war.

Die von anderer Seite gemachte Hypothese, dass es sich bei den Vorfahren der Wirbelthiere, an denen sich die Umwandlung des Auges vollzog, um durchsichtige Geschöpfe gehandelt habe, scheint mir nicht erforderlich, — und auch nicht wahrscheinlich. Ich kann nicht glauben, dass die Vorfahren der Wirbelthiere, von denen wir hier sprechen, absonderlich kleine Geschöpfe gewesen wären, — während die uns bekannten durchsichtigen Meeresthiere fast durchgehends klein sind. Es ist auch begreiflich, dass große Thiere der Durchsichtigkeit entzathen können; sie tritt offenbar nur als eine Art Schutzorganisation auf, um ihre Besitzer vor der Entdeckung durch mächtigere Feinde so lange als möglich zu bewahren. Größere Thiere aber suchen ihre Vertheidigung anders einzurichten, — wie wir denn auch heute keinen einzigen durchsichtigen Fisch kennen, außer den Leptocephaliden, die höchst wahrscheinlich nur Larvenformen von Muraenoiden oder anderer Aal-Arten vorstellen.

Als Postulat steht auch bei Erwägung aller oben hervorgehobenen Umstände nur das eine fest: eine umschriebene Stelle zwischen Mund und Auge so durchsichtig werden zu lassen, dass eine neue, localisirte Einwirkung von Lichtstrahlen das Auge treffen konnte.

Nehmen wir nun an, dass der Boden der vermutheten Ectoderm-Kiemeneinstülpung zugleich durchsichtiger und gewölbter ward, so haben wir den Anfangspunkt eines neuen brechenden Mediums, — und für eine solche umgestaltete Ectoderm-Kiemeneinstülpung halte ich die heutige Linse des Wirbelthierauges.

Es ist keinen Augenblick zu leugnen, dass auch eine einfache Aufbellung irgend einer der Peripherie des Auges nächstliegenden Ectoderm-partie zur Bildung einer Linse hätte führen können, aber es würde dann sehr viel wahrscheinlicher gewesen sein, dass sie zu einer cuticularen Bildung geführt oder wenigstens eine concentrische Anhäufung von Zellen gebildet hätte, deren Structur eine wesentlich andere hätte werden müssen, als die der heutigen Linse, deren Entwicklung und histologische Bildung sehr merkwürdig ist.

Es kommen aber zur Unterstützung der Hypothese, dass die heu-

tige Linse des Wirbelthierauges eine ehemalige Kiemeneinstülpung sei, außer den bereits erörterten Beziehungen der Augenmuskeln zu ehemaligen Kiemen noch weitere wichtige Umstände in Betracht, auf die ich freilich an dieser Stelle nur hinweisen kann, da ich mir ihre genauere Erörterung für später vorbehalte.

Einer der wichtigsten derselben besteht in den Beziehungen der Gefäße des Auges zur Linse, zu dem Zwischenraume zwischen Linse und Retina und zur Retina selbst.

Ganz eben so wunderbar, wie die Herkunft der Augenmuskeln aus Theilen der Kopfhöhlen, die serial homolog mit den Kiemennuskeln sind, ist die Herkunft der Gefäße des Auges.

Durch den schon früher citirten Aufsatz JOHANNES MÜLLER'S in seinen Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Myxinoiden »Über das Gefäßsystem« sind zum ersten Male die Beziehungen aufgedeckt worden, welche zwischen den Augengefäßen und der Pseudobranchie so wie zwischen ersteren und dem Circulus cephalicus obwalten, und es ist gezeigt worden, dass die Vene der Pseudobranchie bei den Knochenfischen direct in das Wundernetz der Chorioidealdrüse eingeht. Im Zusammenhang mit meiner Gesamtauffassung der Organogenese des Auges habe ich diese Verbindung als einen Fingerzeig genommen, dass in der Chorioidealdrüse der Rest einer früheren Kieme zu erkennen sei, die aber, ihrer entodermalen und ectodermalen Componenten beraubt, nur noch als Wundernetz von ihrer ehemaligen Bestimmung Zeugnis ablegt. Es ist zwar gegen die Angaben JOH. MÜLLER'S seitens HYRTL'S und DEMME'S eingewendet worden, dass nicht das Blut der Nebenkieme zum Auge resp. zur Chorioidealdrüse flösse, sondern umgekehrt, — allein diese Correctur ist irrhümlich, der Blutlauf in der Nebenkieme ist durchaus der von JOH. MÜLLER festgestellte, wie sich an lebenden jungen Teleostiern direct beobachten lässt und ausführlicher in der nächsten Studie dargestellt werden soll.

Einen zweiten, noch wichtigeren Fingerzeig für Kiemenbildungen am und im Auge erblicke ich in den Beziehungen der Arteria ophthalmica oder A. centralis retinae. Die Natur der Carotiden als unmittelbarer Fortsetzungen von Kiemenvenen ist bekannt, aber von keiner Seite ist bisher der Versuch gemacht worden, die merkwürdigen, scheinbar regellosen Verbreitungsbezirke dieser großen Gefäßstämme zum Thema phylogenetischer Betrachtungen zu machen. Als ich einmal BALFOUR auf die Bedeutung der Carotiden zur Entzifferung der Urgeschichte des Kopfes aufmerksam machte, erwiederte er mir: die Gefäße seien ein zu schwankender Factor, die Varietäten zu zahlreich, als dass

sich aus ihnen irgend etwas Beträchtliches lernen ließe. Da ich ziemlich entgegengesetzter Meinung bin, so gedenke ich in späteren Studien mich sehr eingehend mit diesem Gefäßverlauf zu beschäftigen; aber schon die bisher veröffentlichten Studien werden den Beweis geliefert haben, von welcher Bedeutung und Tragweite die Argumente sind, die aus dem Gefäßverlauf gewonnen wurden. Die große Schwierigkeit der Aufgabe ist keinen Augenblick zu verkennen, aber mit Hilfe einer neuen und fruchtbaren Grundhypothese wird man sich auch in diesem scheinbar unentwirrbaren Labyrinth zurechtfinden können.

Die Bedeutung aber, welche die *A. centralis retinae* oder *A. ophthalmica* für die Frage nach der Kiemenspaltennatur der Linse gewinnt, liegt in dem Umstande, dass sie selbst wahrscheinlich die Kiemenerterie ist, welche der ehemaligen Linsenkieme das Blut zuführte, und dass die merkwürdigen Gefäßbahnen der *Campanula Halleri*, der Kamm des Reptilien- und Vogelauges, ferner die embryonalen Linsengefäße des Säugethierauges und eine Reihe bisher weniger beachteter Bildungen im Auge der Selachier und Teleostier die letzten Spuren dieser Kiemengefäße sind. Es hat etwas für mich besonders Erfreuliches, auch an dieser Stelle desjenigen Mannes Worte citiren zu dürfen, der mehr als irgend ein Anderer dazu gethan hat, die Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit mächtiger und genialer Hand in die Bahnen zu führen, in denen sie fähig ward, die befruchtenden Gedanken der Descendenztheorie zur Lösung vieler, zur Aufstellung aber noch viel zahlreicherer Probleme zu verwenden. In der oben citirten Arbeit sagt JOHANNES MÜLLER (p. 260):

*»Der Kamm der Vögel gehört nicht in die Kategorie der Wundernetze und bleibt so räthselhaft wie er bisher war. Wenn man, wie der Verfasser, längere Zeit mit den Anschauungen des so constanten Verhältnisses der Nebenkiemen zum Auge der Fische beschäftigt war, so bedarf es nur einer auch zufällig eingetretenen Vorstellung vom Vogelauge und Kamm desselben, dass auch sogleich die Einbildungskraft die Analogie beider Organe behauptet, und es liegt bei dem fächerigen Aussehen beider Organe ganz nahe, den Pecten für die im Auge selbst gelegene Nebenkieme des Vogelauges, die Nebenkieme für den außer dem Auge gelegenen Pecten zu halten. Die verborgenen Nebenkiemen des Karpfen und der Karausche haben auf den ersten Blick die auffallendste Ähnlichkeit mit dem Kamm des Vogelauges. Aber der Kamm ist kein Wundernetz. Die Analogie mit der Form der Nebenkieme verliert sich schon bei näherer Untersuchung der Structur. Die Nebenkieme besteht aus Federn mit getrennten Gefäßsystemen und die Federn sind, wie*

*dicht sie auch zusammenliegen, selbständige Bildungen. Der Kamm hingegen ist ein einfaches häutiges Gebilde, welches nur regelmäßig wie eine Krause in Falten gelegt ist u. s. w.* «

Unzweifelhaft ist die Structur des Pecten nicht ausreichend, um auf sie gestützt ihn ohne Weiteres für eine Kieme zu erklären. Ähnliche Structuren lassen sich nachweisen, — JOH. MÜLLER selbst betont die Ähnlichkeit gewisser Theile der Plexus chorioidei des Gehirns, besonders des vierten Ventrikels bei Seeschildkröten, — ohne dass ihre Rückführung auf ursprüngliche Kiemen zunächst die geringste Wahrscheinlichkeit böte. Aber die hier erörterten Beziehungen des Auges zu den Kopfhöhlen, zu den Kiemengefäßen, die ganze grundlegende Hypothese, von der hier ausgegangen wird, geben Anlass, nicht bei einem bloßen Versuch der Einbildungskraft stehen zu bleiben, sondern die Analyse weiter zu treiben. Von seinem damaligen Standpunkt aus erklärte JOH. MÜLLER auch die Pseudobranchien der Teleostier für etwas von den wirklichen Kiemen völlig Heterogenes (l. c. p. 225), — allein in nahezu fünfzig Jahren haben sich unsere Vorstellungen beträchtlich verändert, und JOH. MÜLLER würde vielleicht heute der Hypothese freudig beistimmen, im Pecten des Vogelauges ein Rudiment einer früheren Kieme zu erblicken.

Wie der Pecten bis heute ein unerklärbares Organ geblieben ist, — denn die allgemeine Wendung, er sorge für die Ernährung des Augeninneren etc., ist wohl für Niemand befriedigend, zumal viele Augen ohne Pecten bestehen, und seine auffallende Structur in keinerlei Beziehung mit bloßen Ernährungsfunctionen gebracht werden kann, — so ist es auch unerklärbar, wesshalb in gewisser Periode des fötalen Lebens die Linse der Säugethierembryonen mit den bekannten reich verästelten Blutgefäßen umspunnen wird. Zwar sagt KÖLLIKER (Entw.-Gesch. d. Menschen u. d. höh. Thiere, II. Aufl. p. 653):

*»Die physiologische Bedeutung der gefäßreichen Umhüllung der Linse anlangend, so unterliegt es mir keinem Zweifel, dass dieselbe als eigentliches Ernährungsorgan der Linse anzusehen ist. Es gilt als allgemeine Regel für die höheren Geschöpfe, dass wachsende Theile mehr Blutgefäße besitzen, als fertige Theile. — So sehen wir, dass auch die ihrer Natur nach als Epidermisgebilde nothwendig gefäßlose Linse behufs ihres Wachstums eine große Menge von Blutgefäßen erhält, die dann später, wenn das Organ eine gewisse Entwicklung erreicht hat und sein rasches Wachstum aufhört, wieder vergehen.«*

Ich meinerseits glaube aber kaum, dass damit die Frage nach der Herkunft, der merkwürdigen Gestaltung und dem frühzeitigen Vergehen

der Linsengefäße beantwortet sei. Wenn die Linsen der übrigen Wirbelthiere ohne diese sog. Gefäßkapsel entstehen und wachsen können, so wird das wohl auch für die Säugethierlinse möglich gewesen sein, — und was die vermeintliche allgemeine Regel für die höheren Geschöpfe betrifft, dass wachsende Theile mehr Blutgefäße besitzen, als fertige, so darf sie wohl auch nicht auf allzu harte Proben gestellt werden. In der nur noch embryonal geschehenden Entwicklung und Ausbreitung eines reichen Gefäßnetzes der Linse aber eine weitere Instanz für die ursprüngliche Kiemenspaltennatur der letzteren zu sehen, wird nach den obigen Auseinandersetzungen um so mehr erlaubt sein, als ihr rasches, noch im Embryo geschehendes Zugrundegehen für ihre Natur als rudimentäre Bildungen spricht.

Ob die Gefäße der Chorioidea selber auch für umgewandelte Kiemengefäße zu halten sind, will ich nicht weiter erörtern: wird es doch immer eine Aufgabe der schwierigsten Natur bleiben, die Reduction des Auges in seine ursprünglichen Componenten bis in alle Einzelheiten durchzuführen. Hier will ich mich damit begnügen, die Möglichkeit angedeutet zu haben, in zwei differenten Bildungen, der Chorioidealdrüse und dem Pecten resp. den embryonalen Linsengefäßen Blutgefäßcomplexe zu erblicken, welche auf zwei getrennte, in den Functionskreis des Auges gezogene Kiemen deuten. Ob diese Kiemen freilich in directen Beziehungen zu einigen oder allen jetzigen Augenmuskeln gestanden haben, wird gleichfalls zweifelhaft bleiben müssen, und wo die eventuelle dritte Kieme geblieben ist, auf welche die drei Nerven. Oculomotorius, Trochlearis und Abducens eben so deuten, wie die Antheilnahme dreier Kopfhöhlen an der Ausbildung der Augenmuskulatur, bin ich außer Stande zu sagen.

Wir nahen uns ja überhaupt erst von Weitem der wirklichen Lösung des vielumworbenen Problems der Morphogenese des Wirbelthierkopfes, — und wie entfernt wir von demselben bisher gewesen, das wird noch klarer werden, wenn ich von dem hier entwickelten Standpunkte aus noch einige weitere Streifzüge in das streitige Problemgebiet unternehme.

Mit der Feststellung der ventralen Natur der Augenmuskeln ist nicht bloß ein bestimmter Anhaltspunkt für den Zusammenhang des Auges mit Kiementelementen gegeben, sondern auch die Basis für eine neue Betrachtung einer anderen Reihe morphologischer Probleme.

In der VI. Studie sagte ich (p. 168): »*Der Schwanz der Wirbelthiere repräsentirt heut zu Tage vorwiegend dorsale Theile seiner ursprünglichen Composition, nur die Caudalcene ist ein Überrest des alten Bauch-*

*theiles. Umgekehrt darf man sagen : der Kopf der Wirbelthiere repräsentirt vorwiegend ventrale Theile seiner ursprünglichen Zusammensetzung, nur das Gehirn und Rückenmark ist vom Rückentheile übrig geblieben.*«

Diese Äußerung wird manchem Leser räthselhaft geblieben sein. Ich will mich jetzt etwas deutlicher ausdrücken.

Durch die Beweisführung, welche ich in jener Studie unternahm, dass die Kiemenbogen nicht homodynam mit Rippen oder sog. unteren Bogen seien, lieferte ich zugleich sehr starke Einwürfe gegen die noch geltende Doctrin von der Zusammensetzung des sog. Primordialcraniums. Wer die etwas weitläufigen und nicht entsprechend durchsichtigen Darlegungen GEGENBAUR's im »Kopfskelett der Selachier« p. 250—305 gelesen hat, wird sich erinnern, welche Mühe der Verfasser sich giebt, Wirbelabschnitte im Primordialcranium herauszurechnen, bald mittels der Visceralbogen, bald durch die cranialen Nerven. Wie beschaffen aber diese segmentalen Abschnitte gedacht werden, erfährt man nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit. Es werden besonders die Labyrinth-, Orbital- und Ethmoidalregionen als Störer eines harmonischeren, die ursprüngliche Metamerenstructur bewahrenden Verhältnisses des Craniums namhaft gemacht. Leider geht wiederum aus den bezüglichen Darlegungen nicht mit hinreichender Anschaulichkeit hervor, in welchen Wirkungen diese störenden Einflüsse wesentlich gefunden werden, — immerhin aber glaube ich kaum, dass sie mit Processen in Zusammenhang gedacht wurden, wie die hier angenommenen, die somit als neu und fremdartig erscheinen müssen und vielleicht darum keinen leichten Eingang finden werden. Diese Processe hängen aber unmittelbar mit der oben geäußerten Hypothese über Auge, Hypophysis, Ohr etc. zusammen, und darum will ich sie kurz erwähnen.

Wenn so und so viel praeorale Kiemen als in die Composition des Kopfes aufgegangen anzunehmen, besonders aber, wenn ihre Muskeln noch nachweisbar sind, so ist die Frage sehr natürlich, was denn aus den entsprechenden Skelettstücken geworden sei, die zu ihrer Anheftung dienten. Und diese Frage complicirt sich noch durch die Erwägung der Möglichkeit, dass von den verschiedenen Elementen, welche zur normalen Constitution einer Wirbelthierkieme gehören, alle übrigen mit Ausnahme des Skelettstückes zu Grunde gegangen seien, so dass man die Frage aufwerfen kann, ob nicht solche Skelettstücke noch erhalten sind, denen weder Nerv noch Muskel, noch Blutgefäße mehr entsprechen?

Diese Fragen sind darum sehr wichtig, weil die Entwicklungs-

geschichte lehrt, dass die Knorpel des Visceralskelettes eher entstehen, als die Wirbelanlagen und viel eher als die Rippen, letztere beiden Skelettelemente aber durchaus im Anschluss an die sich weiter ausbildende Rumpf- oder Urwirbelmusculation des Körpers. Ich habe oben wiederholt darauf bestanden, dass am Kopf keine Theile der Urwirbelmusculation oralwärts von den kleinen Muskelgruppen des *M. subspinalis* gefunden werden, — die Verhältnisse der Cyclostomen erfordern gesonderte Betrachtung und Erklärung — es liegt also nahe zu fragen: haben solche Urwirbelabtheilungen am Schädel nie bestanden, oder sind sie nur allmählich verdrängt und gänzlich, auch in der embryonalen Entwicklung, unterdrückt worden? Und wenn Ersteres: wie verhielt sich die Skelettbildung dazu? Wenn Letzteres: gingen die entsprechenden Wirbelkörper oder Rippen auch zu Grunde, oder wurden sie niemals angelegt?

Dies sind Fragen von hoher Bedeutung. Wenn, wie ich nachzuweisen gesucht habe, keine Spur von Urwirbelbildung mehr am Kopfe gefunden wird, dagegen aber die scheinbar dorsalen Augenmuskeln Kiemermuskeln waren, so liegt es sehr nahe, auch die knorpeligen Theile, an welche sie sich ansetzen, als dauernd mit ihnen im Zusammenhang geblieben anzusehen, also in ihnen, was sie auch jetzt sein mögen und welche Namen ihnen als Theile des Primordialcraniums auch zuertheilt sein mögen, doch umgewandelte Visceralbogen zu erblicken; ihre ursprüngliche embryonale Entwicklung scheint sogar eine solche Auffassung sehr zu begünstigen. Freilich muss man dabei im Sinne behalten, dass sie wesentliche Lagen- und Gestaltveränderungen durchgemacht haben, — aber wenn man bedenkt, dass die Kiefer, das Spiraculare, das Hyomandibulare auch einstens Kiemerknorpel waren und doch so beträchtliche Gestalts- und Lageveränderungen vorgenommen haben, so wird man in der gekrümmten Gestalt, der flächenhaften Ausbreitung, der zackigen Conformation der Trabeculae, Parachordalia, der Labyrinth-, Orbital- und Ethmoidalknorpel, seien sie auch später alle zu einem Continuum verwachsen, keinen Anstoß finden dürfen für die Auffassung, dass sie alle einstens Visceralbogen waren, Stützpunkte für Kiemermuskeln abgaben und als solche rein ventraler Natur waren. Da diese ganze Auseinandersetzung nur die Darlegung einer Hypothese in ihren Grundzügen zu sein beansprucht, so gehe ich an dieser Stelle nicht näher darauf ein, welche Theile des sog. Primordialcraniums hier speciell in Frage kommen: ich will nur darauf hinweisen, dass, wenn einmal die eigentliche Körpermusculation am Kopfe zu Grunde gegangen ist, es nicht unerlaubt scheint, die Ver-

muthung zu hegen, dass auch die Skelettecomposition des Kopfes beeinflusst worden ist durch ein Schwinden dorsaler Theile und eine Ausbreitung ventraler.

In der 2. Auflage seines »Grundrisses d. vergl. Anatomie« (1878) sagt GEGENBAUR p. 470:

»Die Untersuchung der Primordialcranien niederer Wirbelthiere, besonders mit Bezugnahme auf die aus dem Cranium tretenden Nerven, lehrt, dass am Kopfskelett allerdings noch Spuren einer ursprünglichen Zusammensetzung aus den Wirbeln homodynamen Metameren erkennbar sind.«

»Diese Auffassung gründet sich vorzüglich auf folgende Verhältnisse:

1) Es ist nachweisbar, dass die Bogen des Kiemenskelettes dem Cranium angehörige untere Bogenbildungen vorstellen.«

In der VI. Studie habe ich Argumente beigebracht, welche diesen Satz entkräften.

»2) Zwischen den Kiemebogen und den unteren Bogen der Wirbelsäule ist eine allgemeine Übereinstimmung zu erkennen, folglich wird

3) das Cranium einem Abschnitte der Wirbelsäule vergleichbar sein, der mindestens eben so viele wirbelartige Abschnitte begreift als Kiemebogen an ihm vorkommen.«

Die Prämisse ist, wie ich ebenfalls zu erweisen suchte, nicht richtig, somit fällt der Schluss in dieser Form weg.

»4) Am Cranium selbst besteht eine Reihe von wichtigen Übereinstimmungen mit der Wirbelsäule.

a. Die der Wirbelsäule zu Grunde liegende Chorda dorsalis durchsetzt das Cranium in denselben Verhältnissen wie an der Wirbelsäule.«

Diese Behauptung muss beanstandet werden. Ich glaube, es wird nicht schwer sein, nachzuweisen, dass die Skelettbildung um den vorderen Kopftheil der Chorda eine andere ist, als die der Wirbel.

b. Sämmtliche an diesem Abschnitte austretende Nerven verhalten sich homodynam mit Rückenmarksnerven.«

Der Ausdruck »verhalten sich« scheint nicht glücklich gewählt: sie sind, meiner Meinung nach, homodynam mit Rückenmarksnerven, aber sie verhalten sich anders als diese, wie wir gleich näher erörtern werden.

c. Die Verschiedenheiten des Craniums von der Wirbelsäule sind als Anpassungen an gewisse außerhalb des Craniums entstandene Einrichtungen, somit als erworbene Zustände erklärbar.

*Sie lassen also einen Befund voraussetzen, in welchem das Cranium noch nicht jene Eigenthümlichkeiten besaß, somit noch nicht von der Wirbelsäule bedeutend verschieden war.*«

Zugegeben, dass »erworbene Zustände« oder »Anpassungen« — wenn einmal dieser Ausdruck als terminus technicus dienen soll, ob- schon er zu viel und zu wenig sagt, — vorhanden sind, und dass ein ursprünglicher Befund vorausgesetzt werden muss, so ist damit doch nicht gesagt, dass dieser ursprüngliche Zustand nicht bedeutend von dem der Wirbelsäule verschieden gedacht werden könnte. Die Frage bleibt eine durchaus offene.

»5) Die Differenzirung des Craniums erscheint dadurch aus der Concreescenz einer Summe von Wirbeln entstanden, wie solche Concre- scenzen auch an der Wirbelsäule vorkommen. Modificationen des so con- tinuirlich gewordenen Abschnittes ergaben sich durch theils direct von außen her, theils von innen her (durch die Entfaltung des Gehirns) wir- kende umgestaltende Einflüsse.«

Oben ließ es, »dass am Kopfskelette allerdings noch Spuren einer ursprünglichen Zusammensetzung aus den Wirbeln homody- namen Metameren erkennbar seien,« — hier heißt es »aus der Con- creescenz einer Summe von Wirbeln entstanden, wie solche Con- creescenzen auch an der Wirbelsäule vorkommen«. Das sind zwei recht verschiedene Dinge: mit der ersten Behauptung kann man allenfalls, die nöthigen Cautelen vorausgesetzt, einverstanden sein, die zweite aber muss als mindestens unwahrscheinlich bezeichnet werden.

»6) Da nur an dem von der Chorda durchsetzten Abschnitte des Cra- niums das Verhalten der Nerven mit Rückenmarksnerven überein- stimmend nachgewiesen werden kann, ist nur dieser Abschnitt von Wirbeln ableitbar, und diesem gehört zugleich das Kiemenskelett an. Dieser Theil des Craniums ist somit als vertebraler von dem vorderen oder evertrebralen zu sondern, der keine Beziehungen zu Wirbeln er- kennen lässt, und wohl eine secundäre, aber vom vertebralen Abschnitte aus entstandene Bildung vorstellt.

Es ergibt sich schon aus allen obigen Betrachtungen, dass auch diese Anschauungen als nicht stichhaltig gelten können, und dass, — abgesehen von wirklichen Verschmelzungen mit vordersten Wirbeln, — kein vertebraler und darum auch kein evertrebraler Abschnitt am Primor- dialcranium unterschieden werden kann.

»Die Zahl der in das Cranium eingegangenen Wirbel ist bis jetzt in ihrem Minimum auf 9 bestimmbar. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass sie sogar noch viel beträchtlicher war. Mehrfache, auf eine statt-

*gefundene Rückbildung von Visceralbögen verweisende Thatsachen im Gebiete der Verbreitung wie der Ursprungsverhältnisse der Nerven bei Selachiern verweisen auf jene Annahme. Nicht minder steht hiermit das Verhalten von Amphioxus im Einklang, wonach eine beträchtliche Summe von Kiemenbögen fortbesteht. Der ganze, längs des Kiemengerüsts sich erstreckende Abschnitt des primitiven Rückgrates (Chorda sammt perichordalem Gewebe) würde also dem bei den Cranioten ins Cranium übergegangenen Abschnitte des Achsenskelettes homolog sein.*«

Dass aus *Amphioxus* nichts oder nur sehr Weniges für die Beurtheilung der morphologischen Beziehungen der höheren Wirbelthiere gelernt werden kann, glaube ich in den beiden vorangehenden Studien ausreichend erwiesen zu haben, — was es dagegen mit den Verbreitungs- und Ursprungsverhältnissen der Nerven, — es wird hier wesentlich an den Vagus gedacht, — auf sich hat, das werden wir wohl noch im Einzelnen näher zu untersuchen haben und dabei vielleicht zu ähnlichen Resultaten, aber zu wesentlich verschiedener Begründung gelangen.

Es muss nämlich einleuchten, dass auch das peripherische Nervensystem nicht in seiner Integrität bestehen bleiben konnte, wenn so große Veränderungen eintraten, wie wir sie am Kopfe gegenüber dem Rumpfe anzunehmen uns gezwungen sahen. Freilich ist diese Betrachtung selten oder nie zur Anwendung gekommen in dem endlos langen Streit über die Natur der Hirnnerven. Die Maxime, in morphologische Untersuchungen nicht physiologische Gesichtspunkte zu mengen, hat vielleicht in keiner Frage so viel Hemmnisse für eine bessere Erkenntnis geschaffen, als in der Frage nach der Bedeutung der Hirnnerven. Auch auf diesem Gebiet bildet die bisherige vergl. Anatomie das Bild eines auf stürmischer See steuerlos herumgeschleuderten Schiffes. Bald ist es Zahl und Lage der Austrittsöffnungen am Schädel, die als Richtschnur für die Deutung genommen wird, bald die Vertheilung an Kiemenspalten oder ihre Homologa; dann wieder ist es die embryonale Entstehung in den verschiedenen Gruppen der Wirbelthiere, die Lagerung der embryonalen Nerven zu den Kopfhöhlen, die Vertheilung an Muskeln oder an Sinnesorgane, — kurz alle nur denkbaren Möglichkeiten sind erschöpft, — keine einzige Betrachtung aber erstreckt sich auf die Totalität aller einschlägigen Verhältnisse, die doch, da es sich um lebende Organismen handelt, allein zur Erkenntnis führen kann.

Man hat sich natürlich zunächst ein Schema construiert, wie ein Spinalnerv eigentlich auszusehen hat. Dabei ist man von den Spinalnerven des Rumpfes ausgegangen, unterscheidet die obere, gangliöse,

sensible, und die untere, nicht gangliöse, motorische Wurzel. Nach ihrer Vereinigung theilt sich der Nerv in zwei Hauptäste, ein Ramus dorsalis versorgt Musculatur und Haut des Rückens, ein Ramus ventralis begiebt sich an die Seitentheile und die Bauchwand des Körpers und sendet einen Ramus visceralis zu den Eingeweiden. Dieser letztere stellt die Verbindung des sog. sympathischen Nervensystems mit dem cerebrospinalen her. Mit dem Auftreten von Extremitäten erlangen die betreffenden Rami ventrales eine besondere Mächtigkeit, und es bilden sich die Geflechte des Plexus brachialis und lumbalis-sacralis. (Siehe GEGENBAUR, Grundriss, 2. Aufl. p. 538.)

Dies das Schema, welches den meisten neueren Betrachtungen über die Homologien und Modificationen des peripherischen Nervensystems der Wirbelthiere zu Grunde gelegt wird.

Die erste ernsthafte Erschütterung dieses Schemas ward durch BALFOUR bewirkt, der in seinen Untersuchungen über die Selachierentwicklung das eigentliche Fundament zur genauen Erkenntnis des peripherischen Nervensystems legte. Dabei musste er begreiflicherweise auf die Schwierigkeiten aufmerksam werden, welche einer Homologisirung der Hirnnerven mit den Spinalnerven entgegentraten. Die Lösung, welche BALFOUR dem Problem zu geben gedachte, bestand in der Annahme, dass von Hause aus nur vermischte motorische und sensible Nerven bei den Vorfahren der Wirbelthiere bestanden hätten, dass die Hirnnerven in diesem Zustande verblieben, während die eigentlichen Spinalnerven ihre Trennung in motorische und sensible Wurzeln und Fasern durchgeführt hätten. BALFOUR stützte sich leider auf einen nur unvollkommen erkannten Thatbestand. Einmal glaubte er den Hirnnerven jegliche directe ventrale motorische Wurzel absprechen zu müssen. — die Anlage des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens war ihm damaliger Zeit noch entgangen — und zweitens glaubte er wiederum auf den *Amphioxus*, diesen wahrhaft bösen Geist der Wirbelthiermorphologie, recurriren zu dürfen, bei dem er, wiederum freilich irrthümlicherweise, keine ventralen Wurzeln fand. Ihm trat zunächst MARSHALL entgegen mit der Aufstellung eines Theiles der Ursprungsverhältnisse der Augenmuskelnerven, in deren einem er ausschließlich ventrale Wurzeln wahrzunehmen glaubte: im N. abducens. Seine Argumentation wendete sich aber auch gegen die allgemeine Annahme, die BALFOUR machte, dass die Hirnnerven, als die viel complicirteren, eine primitivere Verfassung beibehalten haben sollten, als die Rückenmarksnerven. Es entspann sich eine Debatte, die durch einen Specialfall noch verwickelter gemacht ward, weil es zweifelhaft wurde, ob

nicht der Oculomotorius ein bestimmtes Ganglion aufwies und sich dadurch als dorsale Wurzel ergäbe. Ich gehe auf diesen Streit nicht weiter ein, habe aber schon oben p. 438 ausgesprochen, dass das G. ciliare unzweifelhaft dem Trigemini zugehört und erst nachträglich, durch Anlagerung, mit dem Oculomotorius verschmilzt. Nach MARSHALL discutirte VAN WIJHE in der so oft citirten Arbeit diese Probleme und glaubte seinerseits die vollkommenste Identität der Hirnnerven mit den Rückenmarksnerven nachweisen zu können, indem er zunächst den Kopf in 9 Mesodermsegmente theilte, wozu er sich durch seine Studien über die Entwicklung der Kopfhöhlen berechtigt glaubte, dann aber jedem Segmente seine ventralen und dorsalen Nervenwurzeln zuschrieb. Die von VAN WIJHE am Schlusse seiner Abhandlung aufgestellte Tabelle ist ein neuer Beweis, wie leicht die Gruppierung verwickelter Beziehungen erscheint, wenn man sich irgend einem ordnenden Deus ex machina ergibt, wie aber dieses Nebelbild sich verflüchtigt, sobald der betreffende Deus ex machina als unzulänglich sich erweist.

Jetzt sind wir nun, wie ich auf p. 435 hervorhob, dahin gelangt, die Hirnnerven oder wenigstens die hauptsächlichsten ganz aus der Kategorie der Spinalnerven entfernt zu sehen, so dass ihre Auffassung völlig in der Luft schwebt.

Diese Divergenzen sind der deutliche Ausdruck der Verlegenheit, in der die Vergl. Anatomie nach wie vor steckt gegenüber dem vielleicht unlösbaren Problem, den Wirbelthierkopf auf eine bestimmte Zahl von Rumpfsegmenten zu reduciren. Ich habe schon in dem Anhang zur VIII. Studie p. 84 geäußert, dass es mir gar nicht so zweifellos sei, eine solche Reduction überhaupt noch ausführen zu können, — immerhin aber erscheint mir der Weg zu einer Lösung wesentlich geebnet zu sein, wenn einmal zunächst die Sicherheit gewonnen ist, dass die allgemeinen morphologischen Verhältnisse am Kopfe durch den völligen Ausfall der Urwirbel und ihrer Derivate gegenüber dem Rumpfe eine gründliche Verschiedenheit erlangt haben.

Es ergibt sich nämlich hieraus a priori, dass die Innervationsverhältnisse am Kopfe von denen am Rumpfe erheblich abweichen müssen. Jeder Nerv ist zunächst eine Verbindung zwischen dem Centralnervensystem einerseits und seinem Endorgan andererseits. Verkleinert sich das Endorgan oder fällt es völlig weg, so ist die nächste und natürlichste Folge von der Welt, dass der Nerv selbst rückgebildet wird, eventuell völlig in Wegfall kommt. Fragt man nun, welche Theile

der Spinalnerven die Urwirbelproducte innerviren, also die gesammte Musculatur der Rumpsegmente mit ihren Derivaten, den Muskeln der paarigen und unpaaren Flossen, so zeigt sich, dass es der bei Weitem bedeutendste Theil der Spinalnerven ist, der hierzu verbraucht wird. Kommt dieser ganze Theil also zum Wegfall, so darf man sich nicht wundern, wenn der Vergleich zwischen Spinal- und Cranialnerven ein schwieriger wird. Bleiben nun dennoch so bedeutende Nerven am Kopfe bestehen, ja sind sie sogar bei Weitem die größten Nerven des ganzen Körpers, so müssen eben andere Organe innervirt werden, die eine so massige Entwicklung der Leitungsbahnen hervorgerufen haben. Es kann nun also sein, dass die Hirnnerven überhaupt nur dem Theil der Spinalnerven gleichzusetzen sind, der bei den Spinalnerven als Ramus visceralis zu den Eingeweiden gelangt, — dann ergibt sich, dass alle Vergleiche mit den Spinalnerven in toto falsch waren. dass die Hirnnerven neue Entwicklungen gewonnen haben und als das theils Reducirtere, theils Complicirtere anzusehen sind. Es kann aber auch sein, dass die Spinalnerven eine Einbuße gerade am visceralen Theil erlitten haben und dass hieraus die Verschiedenheiten resultiren, die wir bemerken. Die Entscheidung kann also nicht aus dem Verlauf oder der Anlage der Nerven selbst gewonnen werden, sondern sie kann wiederum nur aus einer Lösung des Gesamtproblems der Wirbelthiermorphologie und Phylogenese folgen, — alle Versuche, nur nach einzelnen Kategorien, also in neuester Zeit nach der Kategorie der segmentalen Sinnesorgane zu entscheiden, müssen unbefriedigend bleiben, weil immer nur Theile, nicht das Ganze der influenzirenden Beziehungen gefunden werden.

Ich kann mich nicht vermessen wollen, in dieser Frage irgend ein abschließendes Wort zu sprechen, da ich weniger als irgend Jemand überzeugt bin, dass ein solches abschließendes Wort überhaupt gefunden werden könne. Aber eine Meinung habe ich mir gebildet und sehe keinen Grund, dieselbe nicht auszusprechen. Meine Auffassung geht dahin:

Die Hirnnerven haben diejenigen Leitungsbahnen verloren, welche die Urwirbel und deren Derivate innervirten; sie haben aber in Folge der außerordentlichen Vergrößerung und Complicationen der visceralen, i. e. ventralen Theile des Kopfes um so mehr gewonnen und sind durch die vielfachen Verschiebungen der bezüglichen Theile in ihrem Verlaufe sehr verwickelt geworden.

Die Spinalnerven ihrerseits haben am Rumpfe in ihren visceralen Verrichtungen Verschiedenes verändert (— auf welche Weise soll später dargestellt werden —), haben aber durch die Entwicklung der Körper- und Extremitäten-musculatur ihren Umfang im Allgemeinen nicht vermindert, und sind in gewissem Sinne weniger modificirt, als die Cranialnerven. Am Schwanz dagegen haben sie durch die Einbuße der gesammten Visceralpartien die stärksten Verluste erlitten und sind dort demgemäß am wenigsten complicirt.

Betrachtet man das Problem der peripherischen Nerven der Wirbelthiere in dieser Weise, so gewinnt man einen neuen, vermittelnden Ausgangspunkt. Es wird dann nicht erforderlich entweder die Hirn- oder die Rumpf- oder die Schwanznerven als den »Typus« des Spinalnervensystems zu betrachten, sondern alle drei Arten sind Varianten eines Themas, das natürlich längst verloren ist, und dessen Reconstruction vielleicht einmal gelingen wird, wenn die Controversen über die Phylogenie der Wirbelthiere ihr Ende erreichen, und die Versuche, aus isolirten Beobachtungen an Embryonen dieser oder jener Species sofort allgemein gültige Folgerungen zu ziehen, gleichfalls aufhören.

Betrachtet man nun zunächst die Hirnnerven unter Zugrundelegung der obigen Hypothese vom Verlust der Urwirbelderivate, so wird man bald auf den Gedanken kommen, dass man vergeblich nach sog. dorsalen Ästen sucht, weil dieselben mit den Urwirbelmuskeln und den von ihnen ausgehenden Flossenmuskeln, die als ihre Endorgane betrachtet werden müssen, zu Grunde gegangen sind. Vielleicht kann man hier und da irgend einen unbedeutenden Hautast als letzten Überrest dieser dorsalen Äste in Anspruch nehmen, — das bliebe genauer Ermittlung vorbehalten, — aber im Allgemeinen wird man sich fragen dürfen, welche Chancen die dorsalen Äste besaßen, bei dem völligen Zugrundegehen der Organe, die sie innervirten, erhalten zu bleiben? Diese Frage wird um so dringlicher, als es bekannt ist, dass in allen Handbüchern der Anatomie dorsale Äste des Trigemini, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus beschrieben werden. Welches Recht besteht, diese Terminologie beizubehalten? Ich will mich darauf beschränken in der Erörterung dieser Frage die Aufstellungen VAN WIJHE's als Ausgangspunkt meiner Kritik zu nehmen.

VAN WIJHE giebt zunächst folgendes Schema der zu einem Visceralbogen ziehenden Nerven: »ein solcher, nach Art einer dorsalen Wurzel

*entstehender Nerv theilt sich in einen Ram. dorsalis und einen Ram. ventralis. Jeder dieser beiden Rami kann ein Ganglion besitzen. Der Ram. ventralis theilt sich in zwei Hauptzweige: der eine derselben, der Ram. posttrematicus (in der Ontogenie der eher angelegte) versorgt die Musculatur des zu seinem Segmente gehörigen Visceralbogens, längs dessen Vorderseite er hinzieht. Der andere, der Ram. pharyngeus, zieht zu der Schlundhaut und entsendet nahe an seinem Ursprunge den Ram. praetrematicus zu der hinteren Seite des vorhergehenden Visceralbogens.»*

Zu diesem »Schema« habe ich zunächst folgende Bemerkung zu machen. Das Recht, dem Ram. dorsalis den Besitz eines Ganglion zuzuschreiben, nimmt VAN WIJHE aus den Angaben STANNIUS' über Ganglien, welche an den Ram. dorsales des Rumpfes bei Gadoiden gefunden werden. Wie es sich mit diesen Ganglien und ihrer Entstehung verhält, vermag ich augenblicklich nicht zu sagen: aber es scheint mir doch mehr als gewagt, das isolirte Vorkommen derselben in einer Gruppe der Teleostier als Paradigma für ein »Schema« zu nehmen, wenn an den dorsalen Ästen der Rumpfnerven der Selaehier selbst niemals eine Spur eines solchen Ganglions gefunden wird. Weder mir noch Dr. PAUL MAYER, der sich speciell mit diesen Ästen beschäftigt hat, ist es jemals vorgekommen, in ihren Verlauf ein Ganglion eingeschaltet zu sehen. Es ist aber eine missliche Sache, von vorn herein ein »Schema« angenommen zu sehen, das auf Ausnahmen basirt ist. Wir werden sehen, in welche Widersprüche VAN WIJHE sich verwickelt.

Als Ramus dorsalis des Ophthalmicus profundus wird ein vom G. ciliare an den supra-orbitalen Schleimcanal gehender kurzer Ast angesprochen. Dies wäre also der vorderste der existirenden Rami dorsales.

Ob die Portio trigemini Ophthalmici superficialis zu den Ram. dorsales gerechnet wird, sagt VAN WIJHE zwar nicht ausdrücklich, aber da die Portio facialis dazu erklärt wird, so ist wohl auch die des Trigemini dafür zu halten. Ein anderer dorsaler Ast des Trigemini wird nicht erwähnt.

Von der Facialisgruppe wird die eben citirte Portio facialis Ophthalmici superficialis als dorsaler Ast angesehen, eben so der Ram. buccalis, trotzdem er, wie VAN WIJHE hervorhebt, unter dem Auge verläuft. Er soll mit der Portio facialis Ophthalmici als ein in zwei Zweige gespaltener dorsaler Ast des Facialis angesehen werden.

VAN WIJHE schließt sich ferner, wie bereits früher BALFOUR und MARSHALL, der GEGENBAUR'schen Auffassung des Acusticus als eines Ram. dorsalis des Facialis an.

Auch dem Schleimeanalast des Glossopharyngeus wird der Charakter als Ram. dorsalis beigelegt.

Vom Vagus gelten der Ram. supratemporalis und der ganze N. lateralis als dorsale Äste.

Es muss nun einleuchten, dass alle diese Rami dorsales mit den Rami dorsales der Spinalnerven wenig mehr als den Namen gemein haben. Eben so wenig, wie je ein Ram. dorsalis eines Spinalnerven einen Schleimeanal innervirt, eben so wenig innerviren die geschilderten Rami dorsales der Hirnnerven Urwirbel- und Rückenflössenmuskeln. Und eben so wenig wie jene je Ganglien enthalten, sind diese ohne Ganglien. Also nicht nur die Structur und Composition, sondern auch die Functionen beider Kategorien sind gründlich verschieden.

Es scheint nun aber ein anderer Grund geltend gemacht werden zu können: die relative Lagerung mehrerer dieser sog. Rami dorsales zu anderen Körpertheilen und zu den Gesamtregionen des Körpers. Da ist vor Allem die Lage des Ophthalmicus superficialis, des Acusticus und der Ram. dorsalis Glossopharyngei zu nennen. Ersterer geht dorsalwärts über den Opticus hinweg und versorgt die Schleimeanäle auf der dorsalen Seite des Kopfes vor den Augen, letztere erscheinen so sehr als dorsale Bildungen, dass die bei Selachiern persistirenden Öffnungen der Gehörblasen nahezu in der Mittellinie des Rückens zusammenfließen, während die vom Ram. dorsalis innervirten Schleimeanäle wirklich und thatsächlich auf dem Rücken anastomosiren.

Was den Acusticus betrifft, so schwebt freilich jede speciellere Deutung in der Luft. Die bisher festgehaltene Hypothese, in dem Gehörorgan der Wirbelthiere ein hoch gesteigertes Homologon der Otolithenbläschen Wirbelloser erblicken zu wollen, würde nur dann diseutirbar sein, wenn die Lagerung dieser letzteren inmitten von Kiemenspalten und allen zu ihnen gehörigen Organe nachgewiesen werden könnte. Damit hat es aber gute Wege. Diese Art von phylogenetischen Hypothesen, die aufs Gerathewohl weit aus einander liegende Bildungen morphologischer oder functioneller Ähnlichkeiten halber zusammenwirft und das complicirtere Gebilde brevi manu vom einfacheren ableitet, wird wohl bald von der wissenschaftlichen Bühne verschwinden. Nicht die Bezeichnung des Anfangs- und Endpunktes homologer Organe ist phylogenetische Forschung, sondern die Aufdeckung des sie verbindenden Weges, den die Functions- und Structurwechsel vom einen zum andern zurücklegten.

Ich habe mich schon lange gewöhnt, die Gehörblase für eine umgewandelte Kiemeneinstülpung zu halten, und habe mich gefreut zu

sehen, dass auch FROST, wie oben erwähnt, diesen Gedanken ausspricht. Directe Beweisgründe sind dafür eben so wenig beizubringen, wie für die Hypothese, dass die Linse und die Nasengrube ectodermale Kiemeneinstülpungen seien. Auch ist hier nicht der Ort, diese Hypothese eingehend zu besprechen. Ich möchte nur im Vorbeigehen betonen, dass es jedenfalls sehr auffallend sein müsste, in die metamerische Reihenfolge der Kiemen, wie sie durch die Nase, Linse, Hypophysis, Mund, Spritzloch, Thyreoidea und die Reihe der wirklichen Kiemen, der hier festgehaltenen Auffassung zufolge, gebildet wird, mitten hinein eine Gehörblase gefügt zu sehen, dass allein schon diese Lagerung einen ausreichenden Grund abgibt, an einen Functionswechsel zu denken, wie ich ihn hier bezeichne. Fernerhin aber ist die Innervirung durch den Acusticus eben so schwierig zu verstehen, da doch auch seine Natur als metamerischer Hirnnerv auf eine ursprüngliche gleichwerthige Metamerenfolge deutet. Wenn also die Gehörblase als umgewandelte Ectoderm-Kiemeneinstülpung aufgefasst wird, so fällt von selbst jede Nöthigung, den Acusticus als dorsalen Ast aufzufassen, weg. Freilich hat diese Hypothese all das gegen sich, was nach bisherigen Methoden als ausschlaggebend angesehen wird. Zunächst also die Entstehung an einer dorsal höher gelegenen Stelle, als die übrigen Kiemenspalten: aber berücksichtigt man, dass die Einstülpungsöffnung im Laufe der embryonalen Entwicklung immer weiter nach der Rückenlinie gedrängt wird, so ist es nicht schwer, anzunehmen, dass dieser Process des zum Rücken Gedrängtwerdens schon gleich bei der ersten Entstehung mitspielt, so dass man annehmen darf, die Vorfahren der Schelchier hätten die Gehörblase noch ventraler, also in einer Linie mit den wirklichen Kiemenspalten besessen. Dann ist wiederum das Dogma von der ectodermalen Herkunft der Kiemen im Wege, — mit dem ich mich aber schon oben abgefunden habe. Schwieriger wird es sein, die Umwandlung durch Erklärung der Zwischenstadien begreiflich zu machen, welche zwischen der ectodermalen Kieme und dem jetzigen Labyrinth stattgefunden haben müssen. Darauf gedenke ich später mit aller Sorgfalt einzugehen.

Von Seite BEARD'S ist eine andere Hypothese aufgestellt worden: das Labyrinth stelle ein umgewandeltes Stück der Seitenlinie resp. ein Seitenorgan dar. Es wird interessant und sehr wünschenswerth sein, auch diese Hypothese auf ihre Leistungskraft zu prüfen, und zwar um so mehr, als sie uns zugleich ein anderes, und wie ich gleich aussprechen will, eines der schwierigsten phylogenetischen Probleme des Wirbelthierorganismus vor Augen führt. Von allen Organsystemen hat kein

einziges mir bis jetzt einen so hartnäckigen Widerstand in der Reduc- tion auf annelidenartige Dispositionen geboten, als die Seitenlinie. Freilich ist es schon EISEN gelungen, die Sinneskörper bei Anneliden in die gehörige Parallele mit den Nervenbügeln der Seitenlinie zu bringen, — aber einmal ist dadurch weder die merkwürdige Gestaltung des Seiteneanals, noch seine Innervirung durch den N. lateralis, noch auch das wunderbar complicirte System der Schleimeanäle und ihrer Innervirung durch Theile des Trigemini, Facialis und Glossopharyngeus erklärt. Wenn somit kürzlich durch FRORIEP, BEARD und SPENCER großes Gewicht auf die Beziehung der Ganglien genannter Nerven zu den Anlagen dieser Sinnesorgane gelegt und besonders von BEARD betont wird, dass die Aufdeckung dieser Beziehungen von der höchsten Tragweite sei, so wäre zu wünschen, dass diese Beziehungen einigermaßen klar gelegt und in ein durchgedachtes System mit den übrigen Verhältnissen der Wirbelthierorganisation gesetzt würden. So lange wir aber nichts weiter erfahren, als dass die Ganglien jener Nerven sich an die Haut anlegen und vielleicht eine Zeit lang mit ihr verschmelzen, und so lange die zu den Schleimeanälen in Beziehung tretenden Nerven so wie der wunderbare N. lateralis vagi einfach als »dorsale Äste« bezeichnet werden, so lange wissen wir nicht viel mehr, als wir schon durch BALFOUR'S und VAN WIJHE'S Forschungen wussten. Das Problem ist: die Disposition der Schleimeanäle, ihre eigenthümliche Gestalt, ihre Innervirung zu erklären, und diese drei Kategorien direct oder indirect von Annelidenbildungen herzuleiten. Wer das versucht, wird inne werden, dass recht fatale Hindernisse im Wege liegen, und dass auch hier wiederum nicht Anfangs- und Endpunkt das wahre phylogenetische Problem bilden, sondern der unbekante Weg, der sie verbindet.

Wenn ich zunächst mich darauf beschränke, den die Seitenlinie und die Schleimeanäle innervirenden Nerven den Charakter als dorsale Äste abzusprechen, so thue ich es im Hinblick auf die oben geäußerten Gründe. Wie schon die Gehörblasen so weit auf die Höhe rücken konnten, so haben eben auch die vom Glossopharyngens versorgten Schleimeanäle diese Wanderung gemacht: offenbar werden die ursprünglichen Zellen der Rückenwand hier langsam vernichtet, und die seitlichen schieben sich mehr nach oben zusammen. Es wäre wichtig, darüber einmal genaue Beobachtungen anzustellen.

Ganz besonderer Accent ist aber bisher auf den Ram. ophthalmicus superficialis gelegt worden, als einen dorsalen Ast. Da er dorsalwärts vom Auge nach vorn verläuft, so schien hier in der That ein unübersteigliches Hindernis gegeben, ihn als ventralen Nerven aufzufassen.

Indess auch dieses Hindernis schwindet mit der hier aufgestellten Hypothese von dem phylogenetischen Zustandekommen des jetzigen Wirbelthierauges.

Durch die Verbindung mit der jetzigen Linse hat das Auge, das seiner medullaren Herkunft halber ja unzweifelhaft dorsalen Charakter besitzt, ein eben so stark ventrales Element in sich aufgenommen. Denn ehe die Linse Linse wurde, war sie eben wie alle übrigen Kiemenspalten eine ventrale Bildung, und Blutgefäße, Muskeln und Nerven konnten über sie nach vorn hinwegziehen, ohne darum doch dorsale Formationen darzustellen. Die Linse schob sich ja auch, wie noch heute in der ontogenetischen Entwicklung, von unten her an das Auge heran, durchaus excentrisch: erst die allmähliche Ausbildung des neu gewonnenen dioptrischen Apparates bewirkte die auch heute noch unvollkommene, aber doch annähernde Centrirung. Die zwischen Linse, als damaliger ectodermales Kiemeneinsenkung, und primärer Augenblase verlaufenden Gebilde wurden also theils dorsalwärts theils ventralwärts verdrängt: je mehr aber schließlich die primäre Augenblase die Linse umfasste und kuglig umschloss, um so mehr rückten Gefäße, Muskeln und Nerven um den Augenball herum, und kreuzten schließlich theils dorsal theils ventral den sich immer mehr verlängernden Opticus. Auf diese Weise konnten also ursprünglich ventrale Bildungen zu jetzt rein dorsalen werden; der Zwang, den *N. ophthalmicus superficialis* für einen dorsalen Ast zu erklären, weil er den Opticus dorsal kreuzt, fällt weg.

Es leuchtet ein, welchen Einfluss eine solche Hypothese auf die Beurtheilung aller übrigen Beziehungen des Auges zu den Gebilden des Kopfes haben muss, und wie andererseits die Gesamtauffassung des Kopfes eine so radicale Änderung erfährt, wie sie ähnlich nur durch die Auffassung des Mundes als verschmolzene Kiemenspalten hervorgerufen ward. Es resultirt hieraus, wie verfrüht und wie illusorisch alle bisherigen Versuche bleiben, die Zahl der in den Kopf auf gegangenen Metameren zu berechnen und wie leichten Sinnes die bisherige Tradition mit Problemen umsprang, die sie gar nicht sah, viel weniger zu lösen wusste. Was helfen uns alle Tabellen über die Constitution des Kopfes, der aus 9 Mesodermsegmenten bestehen soll, deren jedes aus ventralen und dorsalen Muskeln, Nerven etc. besteht, wenn kein Kriterium für all diese Dinge da ist und wenn, wie z. B. seitens VAN WIJHE'S, gesagt wird, die Augenmuskelnerven seien alle ventraler Natur. In der That machen sowohl der Oculomotorius wie auch der Abducens den Eindruck ventraler Wurzeln: sie entspringen, äußerlich

betrachtet, näher der ventralen Mittellinie des Medullarrohres, als irgend eine andere ventrale Wurzel. Forscht man aber dem Ursprung des Trochlearis nach, so bestätigt sich die Angabe MARSHALL'S und SPENCER'S<sup>1</sup>, die diesen Nerven von der höchsten dorsalen Spitze der Grenze zwischen Mittel- und Hinterhirn hervorkommen sahen. Auch VAN WIJHE hat diesen Verlauf bestätigen können. Wie kann aber eine ventrale Wurzel, als welche VAN WIJHE den Trochlearis ansieht und ihn zum Trigemini als dorsaler rechnet, den allerdorsalsten Ursprung aller cranialen und spinalen Nerven erlangen? Nun stützt sich VAN WIJHE auf die Abwesenheit gangliöser Bildungen, die den dorsalen Wurzeln immer zukommen: ich kann aber aus meinen Untersuchungen über die Entwicklung des *Torpedo*-Embryo den Beweis liefern, dass im allerfrühesten Beginn der Trochlearis eine kleine Ganglienanschwellung besitzt, somit höchst wahrscheinlich eine dorsale Wurzel ist.

Aus all den vorstehenden Darlegungen wird indess klar geworden sein, dass diese ganze Schematisirung zu nichts führt. Sie steht immer noch mit einem, und zwar dem kräftigsten Fuß, auf dem Boden der alten Wirbeltheorie, betrachtet immer noch die Wirbelthiere ihrem Namen entsprechend als hauptsächlich aus Wirbeln zusammengesetzt, wenn sie auch dem Wirbel heut zu Tage andere Kategorien, wie Mesodermsegmente, segmentale Sinnesorgane, Spinalnerven oder dgl. substituirt hat. Indessen kann es nicht oft und nachdrücklich genug wiederholt werden: auf diesem Wege des Zugrundelegens eines einzelnen Charakters lässt sich nichts erreichen, als die Aufdeckung einiger bisher übersehener Verhältnisse der Structur oder Entwicklung: ein Gesamtbild der phylogenetischen Geschichte des Wirbelthierkopfes bleibt so weit entfernt wie je. Nur eine von der Entwicklungsgeschichte und der Structur ausgehende, aber die physiologischen Umwandlungen der Funktionen fortdauernd im Auge haltende Betrachtung kann dazu führen, die äußerst complicirte Geschichte des complicirtesten Organismus einigermaßen aufzuhellen. Eine solche Betrachtung kann eben so wenig eines genauen Beobachtungsvermögens entbehren, wie sie ohne eine kräftig arbeitende Phantasie vorwärts kommen wird: beide bedürfen freilich des Zügels der Kritik. Nichts kann schiefere sein, als den zum Überdruß abgehetzten Vorwurf des Phantasirens gegen logische Operationen zu richten, die ohne ausgiebigsten Gebrauch der Phantasie gar nicht zu Stande kommen können. Das einstens von einem berühmten Forscher gegen die bisherigen Versuche, die Phylogenie der

<sup>1</sup> Observations of the cranial Nerves of *Scyllium*. Quart. Journ. of Micr. Sc. 1881 p. 472 ff.

Thiere zu erarbeiten, geschleuderte Anathema: wenn er Romane lesen wolle, so wisse er sich etwas Besseres als Schöpfungsgeschichten, trifft leider zu — aber ich erlaube mir dazu die bescheidene Randbemerkung, dass es, eben so wie es gute und schlechte Romane giebt, auch gute und schlechte Schöpfungsgeschichten geben kann, und dass die Parallele sich sogar noch weiter ziehen lässt.

In den schlechten Romanen sind die handelnden Personen Marionetten, die je nach dem Bedürfnisse des Autors die einander ausschließendsten Charaktereigenschaften zeigen. Dem Verfasser solcher Romane sind aufregende Situationen die Hauptsache, er arbeitet auf Effect, nicht auf künstlerische Wahrheit. Er findet vielleicht mehr Leser, aber nicht bessere, als Jener, welcher die Entwicklung von Charakteren aus der denselben innewohnenden Nothwendigkeit hervorgehen lässt und die Situationen nur erfindet, um dem Charakter Gelegenheit zu geben, sich in seiner Complicirtheit zu documentiren. Die Charaktere schaffen in diesen, guten, Romanen die Conflictte und ihre Lösung erfolgt nicht so, wie es dem Leser vielleicht am meisten Spaß macht, sondern wie sie dem »organischen« Zusammenhange der verschiedenen mitwirkenden Charaktere, den psychischen Organismen, gemäß ist.

So giebt es vielleicht auch Schöpfungsgeschichten, die dem Sensationsbedürfnis möglichst vieler, wenn auch nicht der competentesten Leser entgegenkommen. In ihnen nimmt, was da fluecht und krecht, Evolutionen vor, die an die Heldenthaten der Schauerromane Miss BRADDON's oder der historischen Dichtungen LOUISE MÜHLBACH's erinnern. Wird es nöthig, ein bisher blindes oder taubes Geschöpf plötzlich sehend oder hörend werden zu lassen: nun so wird flugs aus dem Medullarrohr ein Auge, aus einer Hautgrube ein Ohr hergestellt. Soll die religiöse Tradition erschüttert werden, die den Menschen als Ebenbild Gottes betrachtet, — da ist der *Amphioxus*, ein bei Tage im Sande, bei Nacht im flachen Wasser ziellos herumirrendes Geschöpf, das dem Leser als besonders verehrungswürdig hingestellt wird, da es dem Urahn des Menschengeschlechtes nächst verwandt sein soll: man lässt ihm Gliedmaßen wachsen, giebt ihm ein Skelett, Anwartschaft auf einen Kopf, — und am Schluss des Romans steckt in ihm ein GOETHE, ein BEETHOVEN, ein KANT.

Gewiss wird die Phylogenie eben so wie die Roman- oder Dramendichtung immer in Gefahr bleiben, auf zehn oder zwanzig schlechte höchstens ein gutes Werk zu erleben, — das theilt sie mit allen übrigen Produkten des menschlichen Thuns. Aber wie man heute nicht mehr die Romane CLAUREN's oder die Dramen der Sturm- und Drangperiode

liest, so wird man auch nach fünfzig Jahren nicht all die verfehlten phylogenetischen Romane und Novellen lesen, die in den vergangenen Jahrzehnten geschrieben wurden. FRITZ MÜLLER'S kleine Schrift »Für DARWIN« wird aber immer wieder gelesen werden, und auch HAECKEL'S Stammbäume in der Generellen Morphologie werden ihren historischen Werth als erste, breit angelegte Versuche, den ganzen Körper der Wissenschaft nolens volens in das neue Kleid einzuzwängen, behalten, wenn auch vielleicht keine einzige der dort behaupteten Ableitungen richtig ist, — die bedenklichen Romane desselben Autors, die Schöpfungsgeschichte und die Anthropogenie, werden aber schwerlich trotz ihres Werthes als Agitationschriften als Monumenta aere perenniora dauern; — ihrethalben indess die ganze Phylogenie zu verwerfen, wie es von manchen Seiten geschieht, würde heißen, das Kind mit dem Bade auszuschütten, statt es heranwachsen zu lassen und ihm eine gute Erziehung zu geben.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 23.

- Fig. 1. Querschnitt durch einen 5 mm langen *Ammocoetes*.  
 - 2. Stärker vergrößerte ventrale Kuppelzellen.  
 - 3. Stärker vergrößerte dorsale Kuppelzellen.  
 - 4. Querschnitt durch einen nahezu ausgewachsenen *Ammocoetes*.  
 - 5. Querschnitt durch *Ammocoetes* in der Gegend der Afterwülste.  
 - 6. Querschnitt durch die Beckenflossengegend eines Haifisehembryo.

#### Tafel 24.

- Fig. 7, 7a, 7b. Längsschnitte durch die Gegend der sog. Afterflossenmuskel und des Penis bei *Petromyzon*.  
 Fig. 8—8d. Querschnitte durch dieselben Partien.

#### Buchstaben-Bezeichnung.

<i>Afl.</i>	After.	<i>M.B.Fl.</i>	Muskel der Beckenflosse.
<i>A.Fl.</i>	Afterflosse.	<i>Md.</i>	Medulla spinalis.
<i>Ao.</i>	Aorta.	<i>Mk.</i>	Muskelknospen.
<i>B.Fl.</i>	Bauchflosse.	<i>N.Gang.</i>	Nierengang.
<i>Beck.M.</i>	Beckenmuskel.	<i>Ni.</i>	Niere.
<i>Ch.</i>	Chorda dorsalis.	<i>Pl.P.H.</i>	Pleuro-Peritonealhöhle.
<i>D.</i>	Darm.	<i>R.Fl.</i>	Rückenflosse.
<i>D.Cont.</i>	Darm-Contenta.	<i>R.Fl.M.</i>	Rückenflossenmuskeln.
<i>Fl.Str.</i>	Flossenstrahlen.	<i>Urn.</i>	Urnierengang.
<i>Kn.</i>	Knorpel der Beckenflosse.	<i>Urw.</i>	Urwirbelmusculation.
<i>Ly.R.</i>	Lymphraum.	<i>V.</i>	Vene.